Untersuchungen
über die Parasiten der Saprolegnieen
by
Alfred Fischer

Digitized by the Internet Archive
in 2014

https://archive.org/details/untersuchungenbe00fisc

BOTANY LIBRARY

Untersuchungen

über

die Parasiten der Saprolegnieen.

Habilitationsschrift,

durch welche

mit Zustimmung der philosophischen Facultät

der Univ[illegible]ität Leipzig

zu seiner

am 25. October 1882, Nachmittags 4 Uhr

im Auditorium No. 6 des Bornerianum

zu haltenden Probevorlesung

ergebenst einladet

Dr. **Alfred Fischer.**

Berlin 1882.

Druck von G. Bernstein.

Behren-Strasse 56.

Oswald Weigel
Antiquariat & Auctions-Institut
Leipzig, Königsstr. 1.

Untersuchungen

über

die Parasiten der Saprolegnieen.

Habilitationsschrift,

durch welche

mit Zustimmung der philosophischen Facultät

der Universität Leipzig

zu seiner

am 25. October 1882, Nachmittags 4 Uhr

im Auditorium No. 6 des Bornerianum

zu haltenden Probevorlesung

ergebenst einladet

Dr. **Alfred Fischer.**

Berlin 1882.

Druck von G. Bernstein.

Behren-Strasse 56.

Die nachstehende Untersuchung erstreckt sich auf eine kleine Gruppe von Pilzen, welche nicht nur die engste natürliche Verwandtschaft verknüpft, sondern die auch durch die übereinstimmende Form des Parasitismus auf Saprolegnieen biologisch sich sehr nahe stehen. Noch enger schliessen sich die drei Gattungen dadurch aneinander an, dass sie infolge des Wachsthums im Innern von Sapolegnieenschläuchen in Beziehung gebracht wurden zu der geschlechtlichen Fortpflanzung ihrer Wirthe, und ihnen für die nebenastlosen Saprolegnieengattungen (Saprolegnia dioica Pringsh., Saprolegnia ferax Nees, Achlya dioica Pringsh.) die Bedeutung von Antheridien, ihren Schwärmsporen die Function von Spermatozoiden zuerkannt wurde.

Die drei in ihren morphologischen Verhältnissen wohl charakterisirten Formen unserer kleinen Pilzgruppe wurden zusammen zuerst von Pringsheim beobachtet und als die Antheridien derjenigen Saprolegnieen gedeutet, deren Oosporen ohne das Heranwachsen von Nebenästen an das Oogon reifen.[1]) Die als Spermatozoiden angesehenen Schwärmsporen unserer Pilze sollten durch die Löcher der Oogonienwand eindringen und die Befruchtung des Eies besorgen. Thatsächliche Beobachtungen lagen für diesen Be-

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860.

fruchtungsakt nicht vor, und so wurden die Schwärmsporen eigentlich nur auf Grund ihrer Keimungsunfähigkeit im Wassertropfen als Sexualzellen der Saprolegnia angesprochen.

Vor Pringsheim hatte schon A. Braun einen, den häufigsten, Repräsentanten der kleinen Familie als Parasiten der Saprolegnia bezeichnet.[1]) Die beiden anderen Formen wurden erst später bekannt und ein erneuter Widerspruch Brauns gegen die Pringsheim'sche Deutung erfolgte nicht. Brauns Ansicht wurde von Pringsheim nicht rundweg abgewiesen und so gelangte letzterer selbst unter mancherlei Zweifeln zu seiner Deutung. Derselben trat erst nach mehr als zehnjähriger Pause Cornu[2]) entgegen, indem er die sämmtlichen Antheridienformen Pringsheims als Chytridien auffasste, welche parasitisch in Saprolegnieen leben und hier ihre beweglichen Schwärmsporen (die früheren Spermatozoiden) in Sporangien (den früheren Antheridien) produciren. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, besonders über die Art und Weise des Parasitismus, lieferte Cornu nicht und konnte für die späteren Entwicklungsstadien nur die schon früher von Pringsheim mitgetheilten Beobachtungen bestätigen.

Cornu stellte für die schon von Pringsheim als different erkannten drei Formen Gattungsnamen auf, so dass die Gattung Olpidiopsis Cornu den muthmasslichen Antheridien der Saprolegnia ferax, Rozella denjenigen der Saprolegnia dioica und endlich Woronina denjenigen der Achlya dioica entspricht.

Die Geschlechtsverhältnisse der Saprolegnieen wurden von Pringsheim[3]) einer erneuten Untersuchung unterworfen, deren Resultate dazu beitrugen, die Cornu'sche Deutung der vermeintlichen Antheridien als Parasiten aufrecht zu erhalten. Die nebenastlosen Oogonienformen wurden als parthenogenetisch aufgefasst und somit ein vorläufiger Abschluss dieser Frage herbeigeführt.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte endlich auch in jüngster Zeit

1) A. Braun, Ueber Chytridium. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissensch. in Berlin 1855.

2) Monographie des Saprolegniées. Annales des sciences naturelles. Bot. V. Serie XV. 1872.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. IX. 1874, S. 192 Anm.

de Bary [1]), nach welchem die nebenastlosen Formen als apogam aufzufassen sind. Durch die letztgenannten Untersuchungen kann die Discussion über die antheridienlosen Saprolegnieen zu Gunsten der Apogamie als abgeschlossen gelten.

Gewiss dürfte jetzt die Frage nach der Natur der früheren Antheridien von neuem in den Vordergrund gestellt werden, umsomehr, als die Entwicklungsgeschichte derselben für die Systematik der Pilze überhaupt und der Familie der Chytridien insbesondere wichtige Aufschlüsse versprach.

Untersuchungsmethode.

Wie ich bereits in meiner ersten Notiz über die Stachelkugeln in Saprolegnieenschläuchen [2]) mitgetheilt habe, musste die Untersuchung ihr Hauptaugenmerk darauf richten, in kleinen, übersichtlichen und genau controlirbaren Culturen die betreffenden Saprolegniaformen der Einwirkung des Parasiten, d. h. seiner Schwärmsporen darzubieten. Es musste dahin gestrebt werden, an **einer** eingedrungenen Spore die gesammte Entwicklungsgeschichte bis wiederum zur Sporenbildung verfolgen zu können. Mit Leichtigkeit wurde diesen Anforderungen dadurch genügt, dass die Saprolegnieen auf geeignetem Material im hängenden Tropfen cultivirt wurden. Bei einiger Uebung gelang es, die Grösse des Wassertropfens stets so zu regeln, dass die Menge des Wassers für das günstige Gedeihen der Saprolegnia ausreichte, dass aber gleichzeitig die Tiefe des Tropfens ein bestimmtes Mass nicht überstieg und somit die Zugänglichkeit der Cultur mit Immersionssystemen gewahrt blieb. Als Substrat für meine Saprolegniaaussaaten benutzte ich Ephemeridenlarven, welche bei ihrer geringen Grösse Nährstoffe genug enthielten, um eine Saprolegnie 8 Tage lang zu unterhalten, und auf alle Fälle soweit reichten, die Parasitenentwicklung zu beendigen.

Bei eintretendem Mangel an Larven behalf ich mich mit den Blättern von Scleranthus perennis, welche durch ihre Grösse und

1) De Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze; IV. Reihe. Frankfurt a. M. 1881.

2) Bot. Ztg. 1880.

Form einen günstigen Ersatz des thierischen Materials, auch in Bezug auf ihren Nährwerth, darboten.

Die Aussaaten wurden in der Weise vorgenommen, dass wenige Schwärmsporen der betreffenden Saprolegniee dem hängenden Tropfen zugesetzt wurden. Durch diese Methode gelang es, reines Material an Saprolegnieen zu bekommen, gegenüber den Culturen mit Fliegen in gewöhnlichen Wassergläsern, wo durch die geringste Nachlässigkeit eine anfangs reine Cultur mit anderen Saprolegnieenformen verunreinigt werden kann. Besonders häufig werden auf diese Weise Achlyaculturen durch Saprolegniaformen invahirt und schliesslich verdrängen die letzteren die Achlya oft vollständig.

Selbstverständlich wurden die Hängetropfenculturen ausschliesslich beim Studium unserer Parasiten angewendet. Die grösseren Fliegenculturen dienten nur zur Züchtung eines reichlichen Beobachtungs- und Aussaatmateriales.

Grösste Sauberkeit musste bei der Einrichtung solcher Tropfenculturen wahrgenommen werden: Deckgläschen und Nährmaterial wurden durch längeres Kochen von anhaftenden Bacterienkeimen befreit. Als Culturwasser diente ausgekochtes und filtrirtes Brunnenwasser. Das Saprolegnia-Aussaatmaterial wurde vor der Ueberführung in den Tropfen möglichst durch den Strahl einer Spritzflasche gewaschen. Nadeln und Pincette wurden jedesmal ausgeglüht. Trotzdem fehlten fast niemals, oft allerdings auf ein minimum reducirt, die Bacterien, welche bei ihrer rapiden Vermehrung das Gedeihen der Cultur beeinträchtigen mussten und zuweilen den Tod der Saprolegnia herbeiführten. Zu Gunsten der letzteren gestaltete sich aber ein eigenthümliches Verhalten der Bacterien selbst, insofern dieselben oft schon nach eintägiger, äusserst lebhafter Vegetation durch Bildung von Sporen ihre weitere Vermehrung sistirten, oder auch auf der convexen, unteren Fläche des hängenden Tropfens sich zu einem Häutchen sammelten und den inneren Theil des ersteren fast vollständig verliessen. Hier konnte nun die Saprolegnie munter weiter wachsen, vorausgesetzt, dass sie das erste Anstürmen der Bacterien überstanden hatte, was meistens geschah.

Vierundzwanzig Stunden nach der Aussaat begann die Saprolegnia an der ganzen Oberfläche der Larve hervorzubrechen und meistens schon nach 36, spätestens 48 Stunden trat reichlich

Zoosporenbildung ein. Auf jedem beliebigen Stadium konnte nun die Saprolegniee dem Parasiten dargeboten werden, indem einfach ein Fadenstück mit sich entleerenden Chytridien zugesetzt wurde. Durch längeres oder kürzeres Verweilen dieses Stückes in der Cultur, wurde je nach Bedarf eine grössere oder kleinere Anzahl parasitischer Schwärmsporen in die Cultur eingeführt.

Das Saprolegnieenmaterial.

Da es nicht nur auf die Entwicklungsgeschichte der drei Chytridien abgesehen war, sondern auch die Möglichkeit ihres Parasitismus auf anderen Gattungen der Saprolegnieenfamilie in Frage gezogen wurde, so mussten verschiedentliche Formen cultivirt werden, und es mögen hier einige Notizen über dieselben ihren Platz finden.

Die Gattung Saprolegnia ist endlich durch de Bary's Untersuchungen zu einer vorläufig genügenden systematischen Gliederung geführt worden. Ich benutzte für meine Zwecke die Formen der Feraxgruppe, andere Species dienten nur beiläufig als Culturmaterial, so z. B. Saprolegnia asterophora de Bary.

Die Feraxgruppe zerfällt je nach dem Vorhandensein von Nebenästen an den Oogonien, oder dem gänzlichen Mangel derselben in die beiden wohl charakterisirten Formen Sapr. monoica und Sapr. Thureti. Diese beiden Species dienten mir in allen Fällen als Substrat für die Chytridien und ich werde, da auf beiden Formen die letzteren gleich gut gediehen, im Verlauf der Untersuchung kurzweg von Saprolegnia sprechen, wenn es sich um diese beiden Formen der Feraxgruppe handelt.

Die dritte von de Bary aufgestellte Form: Sapr. torulosa [1]) habe ich nicht auffinden können.

Einer Eigenthümlichkeit der Saprolegnia muss ich hier noch gedenken, um so mehr, als bei meinen Untersuchungen vielfach sich Gelegenheit darbot, derselben näher zu treten. Ich meine die Fähigkeit der Saprolegnieen, unter gewissen Bedingungen Gemmen zu bilden, welche hintereinander an demselben Schlauche durch

1) De Bary, l. c. p. 102.

Querwandbildung entstehen und oft die abenteuerlichsten Formen annehmen, deren Mannigfaltigkeit bereits von Lindstedt[1]) geschildert wurde. Derselbe glaubt in diesen Gemmen eine zweite Form von Sporangien vor sich zu haben, welche mit den normalen abwechseln sollen, und gründet darauf eine neue, allerdings ihm selbst noch etwas zweifelhafte Species. Die Berechtigung der letzteren wird durch meine Beobachtung der Gemmenbildung an S. monoica und Thureti vollkommen abgewiesen, besonders wenn wir die Bedingungen ins Auge fassen, unter denen allein die Gemmen auftreten. Pringsheim[2]) hat in seiner bahnbrechenden Arbeit über Saprolegnia ebenfalls den Zerfall der Saprolegniaschläuche in hintereinanderliegende Gemmen beobachtet und findet die Veranlassung dazu in verminderter Nahrungszufuhr. Die Bedingungen nun, unter welchen ich die Gemmen entstehen sah, bestätigen die Pringsheim'sche Vermuthung.

Ausbleibende Erneuerung des Wassers und besonders verminderte Nahrungszufuhr durch Erschöpfung des Substrates veranlassen die Gemmenbildung in allen Fällen, sowohl im Hängetropfen als auch in grösseren Fliegenculturen. Die Gemmen sind also Dauerzustände der Saprolegnieen, welche bei dem Eintritt der oben genannten Bedingungen aus normalen Sporangien entstehen oder, was häufiger ist, aus gewöhnlichen vegetativen Fäden hervorgehen. Sie können unter den ungünstigen Bedingungen unverändert wochenlang im Wasser liegen, bedürfen aber keiner längeren Ruhezeit und für ihre Keimung ist nur der Eintritt günstigerer Bedingungen, also frisches Wasser oder neues Nährmaterial erforderlich. Sie können sofort nach ihrer Entstehung unter dem Einflusse äusserer Bedingungen keimen.

Bringt man Gemmen einfach in frisches Wasser, so treiben die-

1) Synopsis der Saprolegnieen, p. 25. Vergl. ausserdem Walz, Botanische Zeitung 1870.

2) Entwicklungsgeschichte der Achlya prolifera. Nova acta etc. p. 429.

Anmerkung. In der Arbeit über die Parthenogenesis der Saprolegnieen (Jahrb. IX) werden von Pringsheim ebenfalls die Gemmen von Saprolegnia und Achlya beschrieben und abgebildet. Pringsheim nennt dieselben Reihen- oder Dauersporangien, ich möchte die Bezeichnung Gemmen vorziehen. In derselben Arbeit finden wir auch bereits die beiden Formen der Gemmenkeimung erwähnt, so dass die obige Auseinandersetzung in vielen Punkten die Pringsheim'schen Auseinandersetzungen bestätigt und erweitert.

selben einen kurzen Hals, aus dem dann die inzwischen gebildeten Zoosporen hervortreten. Die Gemme verhält sich also wie ein normales Sporangium, nur mit dem Unterschied, dass der Austritt der Sporen nicht durch ein Loch in der Membran erfolgt, sondern durch einen kleinen Ausmündungskanal [1]). Anders erfolgt die Keimung der Gemme, wenn man ihr Nährmaterial, also eine Ephemeralarve, so darbietet, dass dabei eine Erneuerung des Wassertropfens nicht nöthig wird. Die Gemme treibt an verschiedenen und nach allen Seiten gerichteten Stellen ihres Umfanges Schläuche hervor, welche von der Nährquelle angezogen, sehr bald ihre Richtung dahin nehmen und direct auf die Larve zuwachsen. Hier dringen sie in dieselbe ein, verbreiten sich im Innern und nach Verlauf der erforderlichen Zeit tritt die Saprolegniee an der ganzen Oberfläche der Larve hervor.

Unter günstigen Bedingungen bildet die so erzogene Saprolegnia normale Zoosporangien und Schwärmsporen; mit beginnender Erschöpfung des Materials hebt die Gemmenerzeugung von neuem an. Auch durch reichliche Invasion von Bacterien wird die Gemmenbildung herbeigeführt, indem eben für die Saprolegnia ungünstige Vegetationsbedingungen eintreten. Auch bei anderen Phycomyceten, z. B. Mucor Mucedo [2]) zerfällt das Mycel bei mangelhafter Ernährung in plasmareiche Stücke, welche unter günstigen Verhältnissen keimen und ein reiches, fruchtendes Mycel hervorbringen.

Aehnliche „Dauerconidien“ beschreibt de Bary in einem eben erschienenen Aufsatze [3]) bei Pythium de Baryanum Hesse, und anscheinend unseren Gemmen ähnliche Gebilde für Pythium megalacanthum [4]), deren Schwärmsporenkeimung in reinem Wasser beobachtet wurde.

Die Durchsichtigkeit der verwendeten Insectenlarven gestattete auch Einblicke in die Art und Weise, wie die Saprolegnia im Innern des Substrates sich verhält. Früher hatte Pringsheim [5]) an frei präparirten Mycelstücken von Saprolegnia dargethan, dass dünnere und reich verzweigte Fäden in den Fliegenkörper eindringen, die

1) Dieselbe Entleerung zeigen die Reihensporangien der von de Bary als S. torulosa angeführten Form.

2) Brefeld, Schimmelpilze I. p. 8.

3) Zur Kenntniss der Penorosporeen. Bot. Zeit. 1881 p. 523.

4) ibid p. 553.

5) Nova acta p. 416. Taf. 48 Fig. 4.

Nährstoffe aus demselben aufsaugen und dem an der Oberfläche vegetirenden Mycel zuführen. Aus dem Innern heraus sah er keine Fäden dringen.

Zu denselben Resultaten über das Wachsthum des Saprolegniamycels gelangte de Bary[1]), indem er Fliegen als Substrat benutzte. Nach ihm sendet ebenfalls eine ausgekeimte Spore nur rhizoidenartige Fortsätze und Fäden in den Fliegenkörper. Eine reichere Gliederung und Verzweigung des intramatricalen Mycels und dessen Hervorbrechen an anderen von der Stelle der Infection entfernten Punkten konnte er nicht beobachten. Die der Oberfläche des Insects anliegenden Fadenäste senden Rhizoidenfortsätze in das Innere und befestigen sich dadurch gleichzeitig an dem Substrat. So verhält sich die Saprolegnie auf Fliegen, Mehlwürmern oder Muskelfleisch, mit einem Wort auf Substraten, deren innere Beschaffenheit dem tieferen Eindringen der Rhizoiden hinderlich ist und eine Erstarkung derselben zu vegetativen Mycel unmöglich macht.

Anders gestalten sich die Wuchsverhältnisse in den von mir benutzten Ephemeralarven, deren Muskelfleisch und Eingeweide so geringe Consistenz besitzen, dass die Rhizoiden in ihrem Vordringen und Erstarken nicht gehindert werden. Die durchsichtigen Larvenkörper werden von kräftigen Mycelsträngen durchzogen, welche die Dicke der extramatricalen erreichen und die Oberhaut durchbrechen. Vor dem Durchtritt durch dieselbe schwillt der Saprolegniaschlauch mehr oder weniger kugelig blasig an und tritt nun, die Haut durchbohrend, als ein lebhaft an der Spitze wachsender Faden hervor, welcher 12 bis 24 Stunden nach seinem Hervorbrechen Zoosporangien bilden kann.

Aus der Gattung Achlya benutzte ich neben den insectenbewohnenden Formen A. prolifera und A. polyandra Hild., eine spontan an pflanzliches Substrat gebundene Achlya, welche wahrscheinlich der Achlya racemosa Pringsh.[2]) entspricht.

Ich cultivirte die letztere in den grossen Culturen auf den Rhizomen von Trapa natans, in den feuchten Kammern dagegen ve-

1) l. c. p. 95.

2) Oogonienbildung konnte ich bei derselben nicht erzielen und somit musste auch eine genaue Bestimmung der Species unterbleiben.

getirte die Achlya auch auf Insectenlarven oder auf Scleranthus in wünschenswerther Ueppigkeit.

Die Wuchsverhältnisse der drei genannten Achlyaspecies ändern sich auch nicht auf den Insectenlarven und bleiben hier dieselben wie auf anderem Substrat. Die von de Bary [1]) gegebene Schilderung behält für Achlya somit in allen Fällen ihre Gültigkeit.

Von Aphanomyces genügte mir die Species A. scaber de Bary zu meinen Versuchen. Auch Aphanomyces behält in allen Fällen die Wuchsverhältnisse der Achlya bei.

Pythium wurde nur insofern in den Kreis der Untersuchung hereingezogen, als bei P. proliferum durch das analoge Vorkommen auf im Wasser faulenden Insecten, und somit in Gesellschaft von Saprolegnieen, die Parasiten der letzteren auf die benachbarten Pythiumschläuche übersiedeln konnten. Die Wuchsverhältnisse schliessen sich genau den von de Bary für die pflanzenbewohnenden Pythiumarten gegebenen Darstellungen an.[2])

Die übrigen von Cornu in seiner Monographie[3]) aufgestellten Saprolegnieengattungen: Monoblepharis, Rhipidium, Apodya, welche ebenfalls von Chytridien bewohnt werden, habe ich trotz eifrigen Suchens nicht bekommen können und bedaure, hier eine Lücke lassen zu müssen.

Specieller Theil.

Während, wie wir sehen werden, scharf ausgesprochene Differenzen in der Entwicklungsgeschichte der drei Gattungen sich herausgestellt haben, konnte die grösste Uebereinstimmung constatirt werden in dem Bau, der Bewegung, dem Ansetzen und Eindringen der Schwärmsporen.

1) l. c. p. 95.
2) l. c. p. 94.
3) Annales des sciences nat., 5. Serie, XV. Bd.

Sollte nun bei jeder Gattung dieselbe Beschreibung wiederholt werden oder war es nicht der Kürze der Darstellung angemessen, die bezüglichen Thatsachen an der Spitze des speciellen Theiles für alle drei Gattungen gemeinsam zu besprechen? Ich habe, wie ich hoffen darf mit dem Einverständniss des Lesers, das letztere gewählt, und beginne mit den Schwärmsporen.

I. Bau und Bewegung der Schwärmsporen.

Wie ich bereits in meiner ersten Notiz über Olpidiopsis gezeigt habe, bilden auch die als Stachelkugeln bezeichneten Dauersporangien bei der Keimung Zoosporen, deren Structur und sonstige Eigenthümlichkeiten genau den Verhältnissen bei den länger bekannten Schwärmsporen der glatten Sporangien entsprechen. Die nachfolgende Besprechung umfasst also sowohl die Schwärmer aus den glatten Sporangien der Olpidiopsis, aus den Reihensporangien der Rozella und aus den Sporangien von Woronina, als auch die den keimenden Dauerzuständen von Olpidiopsis und Woronina, den Stachelkugeln, entschlüpfenden Schwärmer. Bei Rozella wurde die Keimung noch nicht beobachtet.

Der Körper des Schwärmers hat eine längliche, elliptische Gestalt und buckelt sich an einer Seite nicht unmerklich aus, so dass dadurch eine bilateral symmetrische Form resultirt. Ein Ende ist bei allen drei Gattungen mehr oder weniger spitz ausgezogen, das andere dagegen verjüngt sich bei Woronina in einen kürzeren oder längeren stumpf abgesonderten Fortsatz (Taf. II. Fig. 14). Bei Rozella und Olpidiopsis fehlt derselbe, das betreffende Ende rundet sich sogleich stumpf ab. Die Grösse der Schwärmer ist bei den verschiedenen Formen nahezu gleich, die Differenzen bewegen sich in so engen Grenzen, dass charakteristische Merkmale daraus nicht hervorgehen.

Die Durchschnittsgrösse der Längsaxe ist 0,004 mm, die Breite der Spore erreicht ungefähr die Hälfte der Länge. Die früher angegebene Länge bis zu 0,008 mm dürfte bei Olpidiopsis und Woronina nur in seltenen Fällen erreicht werden, dagegen waren die Schwärmer der Gattung Rozella fast durchweg 0,006—0,008 mm lang.

Einen genauen Einblick in die Gestalt der subtilen Körperchen

kann nur eine scharfe Beobachtung im hängenden Tropfen gewähren, da der Druck eines aufgelegten Deckglases genügt, die Gestalt der Spore zu modificiren, auch wenn dasselbe auf dickeren Gegenständen, z. B. einem Haar, aufliegt (Fig. 14 rechts).

Das Protoplasma der Spore lässt keinerlei körnige Structur erkennen und zeichnet sich durch mattere Färbung aus. In dieser homogenen Grundmasse tritt ein stark lichtbrechendes Körnchen deutlich hervor. Ein heller Hof umgiebt dasselbe und dadurch gewinnt das Gebilde täuschend das Aussehen eines Zellkernes.

Die in letzterer Zeit von Schmitz publicirten Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten veranlassten mich, auch bei unserer kleinen Pilzgruppe nähere Beobachtungen anzustellen. Die gewonnenen Resultate gestalten sich für alle drei Gattungen so übereinstimmend, dass zu Gunsten der entwicklungsgeschichtlichen Daten die Zellkernfrage an den Schluss des speciellen Theils verwiesen wurde.

Die Schwärmer tragen 2 Cilien von verschiedener Länge. Eine kürzere Cilie entspringt an dem spitzen Pole, welcher bei der Bewegung stets nach vorn zeigt und der vordere Pol heissen mag. Die andere, mindestens noch einmal so lange, meist das Doppelte der Längsachse messende Cilie geht von der seitlichen Unebenheit aus und zwar von deren hinterer Abdachung.

Die eben geschilderte Schwärmerstructur kann als typisch für unsere Pilzgruppe bezeichnet werden, da anderweitige Beispiele desselben Baues bisher nicht bekannt sind.

Die unseren Pilzen jedenfalls am nächsten stehenden Gattungen parasitischer Chytridien, welche de Bary und Woronin beschreiben[1]), also besonders Synchytrium[2]), haben eine durchaus andere Sporenstructur und stimmen mit den algenbewohnenden Formen der Gattung Chytridium[3]) überein. Ebenso giebt Nowakowski[4]) bei seinen Chytridienformen für die Schwärmer dieselbe Structur an.

Es liegt kein Bedürfniss vor, die anderen schwärmerbildenden

---

1) Berichte der naturf. Gesellsch. in Freiburg, III. 2.

2) Conf. auch Schröter: Cohn's Beiträge z. Biologie I.

3) Conf. Braun in Abhandlungen d. Berliner Akademie 1855, Taf. I. Fig. 6, Taf. III. Fig. 26, Taf. IV. Fig. 27 und besonders auch p. 27.

4) Cohn, Beiträge z. Biologie II. Bd.

Pilzfamilien näher zum Vergleich heranzuziehen, da auch bei diesen die Structur der allerdings zweiciligen Schwärmer durchaus anders ist. Am meisten nähern sich die Schwärmer unserer Pilze den gehäuteten Sporen der Saprolegnieen.

Meinen früheren Angaben zufolge sollen die Olpidiopsisschwärmer dieselben auffallenden und burlesken Bewegungen ausführen, wie die Schwärmer der übrigen Chytridien. Ausführliche Beobachtungen der beweglichen Zustände haben dagegen ergeben, dass die Bewegungsweise im Zusammenhang mit der Cilienanheftung steht und demzufolge eine andere sein muss als bei den citirten Chytridien und sich mehr dem Saprolegnieentypus annähert.

Der Rhythmus der Bewegung bleibt gleichmässig und erleidet nicht die sonderbarlichen Unterbrechungen, welche den Chytridiensporen die charakteristische Bewegungsweise verleihen. Die Spore bewegt sich in gerader, öfter in krummliniger Richtung vorwärts, der cilientragende spitze Pol zeigt dabei nach vorn, die hintere längere Cilie ist lang ausgestreckt und wird scheinbar nachgeschleppt. Ausser der Vorwärtsbewegung zeigen die Schwärmer eine Rotation um die Längsachse. Durch die Schwingungen der hinteren Cilie aber wird diese Umdrehung nun insofern modificirt, als der hintere Theil der Spore einen trichterförmigen Weg oder den Mantel eines Kegels dabei beschreibt. Die Rotationsrichtung setzt oft in die entgegengesetzte um, wie auch von anderen rotirenden Schwärmsporen bekannt ist. Die Bewegungen der Sporen stehen weder unter dem Einflusse der Schwerkraft, noch dem des Lichtes. Der Richtung der ersteren direct entgegen oder doch wenigstens in einem sehr spitzen Winkel dazu, finden die meisten Bewegungen der Schwärmer statt, sowohl in der Natur, als in den Culturen in grösseren Glasgefässen, wo die Infection des aufschwimmenden frischen Substrates meist von dem am Boden des Gefässes liegenden älteren Material aus geschieht. Die Unempfindlichkeit gegen Licht theilen die Schwärmer unserer Pilze mit den Saprolegniasporen[1]), wie überhaupt mit allen farblosen Schwärmern von Pilzen. Das scheinbar photometrische Verhalten des von Strasburger beschriebenen Chytridium vorax möchte ich

1) Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878 p. 19.

lieber als eine von den Haematococcusschwärmern ausgehende Wirkung auffassen, indem dieselben die Schwärmer des Chytridiums an sich ziehen, so dass dasselbe in diesem Sinne passiv die photometrischen Bewegungen mitmacht.

Somit würden dann alle farblosen Pilzsporen aphotometrisch sein. Die Schwärmer des Synchytrium Taraxaci sammeln sich an den Stellen intensivster Beleuchtung an[1]), sie verhalten sich also photophob. Inwieweit ihr Verhalten gegen das Licht von der Anwesenheit der rothen Kügelchen abhängt, bleibt zu entscheiden, ein Zusammenhang mag hier wohl existiren.

II. Das Eindringen des Parasiten.

Die Länge des Zeitraums, während dessen die entleerten Sporen in Bewegung bleiben, richtet sich in erster Linie nach dem Vorhandensein von infectionsfähigen Saprolegnieen. Fehlt in dem Wasser, das zur Aufnahme der entleerten Schwärmer diente, die Nährpflanze des Parasiten vollkommen, so verlängert sich die normale Schwärmzeit oft nicht unbedeutend.

Unter normaler Schwärmzeit verstehe ich diejenige, welche zwischen dem Austritt der Schwärmer aus den Sporangien und ihrem Ansetzen an Saprolegnia verstreicht, unter Umständen, wo die austretenden Sporen sofort von den Einflüssen getroffen werden, welche von der Nährpflanze aus auf den Parasiten zu wirken scheinen.

Alle Thatsachen sprechen für die Existenz derartiger Einwirkungen und in erster Linie wird der Ort, wo die Sporen zur Ruhe kommen, wesentlich mit dadurch bestimmt werden. In reinem Wasser kommen die Sporen nach verschieden langer Schwärmzeit zur Ruhe, indem die Bewegungen erst langsamer werden und endlich unter Einziehung der Cilien vollständig aufhören. Eine Absonderung und Abgabe einer Cellulosewand findet hier nicht statt, der Körper der Spore bleibt nackt und geht sehr bald, besonders unter der Beihülfe von Bacterien, ohne Keimung zu Grunde. Selten entwickelt sich ein kleiner Keimschlauch[2]).

---

1) De Bary, Chytridiaceen l. c. p. 19.
2) Conf. Bot. Zeit. 1880.

Sorgt man dafür, dass die Schwärmer bei ihrem Austritt die Wirthssaprolegniee, in welchem Alter sie auch sei, vorfinden, so setzen sich die Schwärmer an dieselbe an und zwar bei Woronina sofort nach ihrer Entleerung. Bei Rozella dagegen tritt das Ende der Bewegung meist erst nach einer Stunde, bei Olpidiopsis nach zwei Stunden ein, die Sporen schwärmen von Schlauch zu Schlauch und kommen nach Verlauf ihrer Schwärmzeit an der Nährpflanze zur Ruhe. Für das Ansetzen der Schwärmsporen ist es gleichgültig, ob zur Ruhe gekommene Sporen des Wirthes oder ob junge Schläuche, ob Gemmen, Sporangien oder Oogonien vorliegen.

Vor dem Ansetzen tastet die Spore mit dem cilientragenden vorderen Pol an dem Schlauche hin und her, weicht von demselben zurück, um von neuem sich mit der Cilie an ihm anzuhängen. In einem gegebenen Momente endlich zittert die anhängende Spore mehreremal hinter einander auf, beide Cilien sind verschwunden und die Spore rundet sich zu einem Kügelchen ab. Dasselbe sitzt dem Schlauch dicht auf und hat einen Durchmesser von durchschnittlich 0,002—0,004 mm (Fig. 6, 7 Taf. I; Fig. 12 Taf. II etc.). Sie wird von einer Membran umgeben, deren leichte Bläuung mit Chlorzinkjod über ihre Cellulosenatur keinen Zweifel bestehen lässt.

In diesem abgerundeten Zustande verweilt die Spore ungefähr eine Stunde oder etwa noch länger. Im Inhalt machen sich bis hierher keinerlei Veränderungen bemerkbar. Jetzt beginnt nun plötzlich die Spore zu schwanken und schon im anderen Moment hat sich die ansitzende Partie derselben in ein kleines, gerades Stielchen verjüngt, den Entleerungskanal, dessen Länge meist den Durchmesser der zur Ruhe gekommenen Spore nur um weniges übertrifft. Selten bildet derselbe ein Knie. Bald nach dem Austreiben des kleinen Stielchens beginnen im Inhalt der Spore die das Eindringen vorbebereitenden Aenderungen Platz zu greifen (Taf. I Fig. 6a—e).

Im Centrum entsteht ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum, eine Vacuole, mit deren Vergrösserung das Protoplasma mit dem lichtbrechenden Kern der Wand der Spore als Beleg angedrückt wird. Der Inhalt wird dabei sehr stark glänzend, so dass oft das Körnchen als solches sich durch seinen Glanz und sein Lichtbrechungsvermögen nicht mehr unterscheidet (Fig. 6c). Jetzt, ungefähr 10 Minuten nach der Stielchenbildung kleidet also der stark verdichtete Inhalt

als glänzender und das Licht lebhaft brechender Ring die Wand aus, im Innern der Spore die Vacuole. Nun beginnt langsam durch den Stiel das Ueberfliessen des Inhaltes in den befallenen Schlauch. Die Spore bietet das charakterische Bild des Eindringens dar. Der Stiel enthält glänzendes Protoplasma, welches nur noch den unteren Theil der Sporenhülle mit stark concaver Krümmung der Oberfläche ausfüllt. Das Körnchen bleibt bis zuletzt in der sich leerenden Sporenmembran und durchwandert oft erst, nachdem schon alles Protoplasma übergeflossen ist, den Canal. In der Saprolegniee tritt das Körnchen wieder deutlich im Innern der Sporenmasse hervor, deren Protoplasma Glanz und Lichtbrechungsvermögen verloren hat und als nackte Masse bald schwache, oft kaum merkliche Umrissänderungen erfährt. Das Ueberfliessen des Inhaltes nimmt meist 10 Minuten in Anspruch, es geschieht langsamer unter ungünstigen Vegetationsbedingungen, schneller in seltenen Fällen. Am schnellsten entleeren sich die Sporen von Olpidiopsis Saprolegniae [1]), langsamer die von Woronina, am langsamsten diejenigen von Rozella. Aus den Beobachtungen an allen drei Formen resultirt als Mittel der Entleerungszeit etwa 10 Minuten.

Die entleerte Sporenmembran nebst Stielchen bleibt noch einige Zeit sichtbar, löst sich aber bald auf und verschwindet vollkommen, so dass späterhin die Uebertrittsstelle des Parasiten in die Saprolegnie durch nichts mehr erkenntlich ist. Die befallenen Schläuche erleiden zunächst durch das Eindringen der Sporen keinerlei Störungen in ihren Protoplasmasträngen. Die Veränderungen, welche der Schmarotzer im Wirth hervorruft, entziehen sich anfangs der Beobachtung, Sichtbare Gestaltänderungen oder Wachsthumsanomalien treten erst auf, wenn der Parasit auf Kosten der Saprolegnia zu wachsen beginnt.

Wenn wir die Vorgänge ins Auge fassen, welche im Sporeninhalt das Eindringen vorbereiten, so wird uns die Vacuolenbildung und Verdichtung des Sporenplasmas als die sichtbare Folge einer Wasserausscheidung erscheinen müssen, durch die das parasitische Protoplasma befähigt wird, die neuen Existenzbedingungen im Innern des Saprolegniafadens zu ertragen. Sehen wir uns unter den mit

1) Vergl. Bot. Zeit. 1880.

unseren Pilzen verwandten niederen Parasiten um, so finden wir, dass Synchytrium[1]) beim Eindringen in den Wirth keine Sporenhaut zurücklässt, vielmehr haftet dasselbe Kügelchen nach dem Eindringen an der Innenfläche der durchdrungenen Zellwand, welches vorher als zur Ruhe gekommene Spore demselben aufgesessen hat. Bei den Algen bewohnenden Chytridiumarten findet ebenfalls ein anderer Modus des Eindringens statt.[2])

Dagegen beschreibt Zopf[3]) das Eindringen seines Lagenidium Rabenhorstii in einer Weise, welche ganz mit den oben geschilderten Vorgängen übereinstimmt. Ebenso scheinen die Sporen der algenbewohnenden Pythiumarten in das Innere ihrer Wirthe zu gelangen.[4])

Wir verlassen die eingedrungenen Sporen, und nehmen später von ihnen aus die Entwicklungsgeschichte der drei Gattungen wieder auf.

Hier sollen noch über die Orte des Eindringens und über die oben schon angedeutete Einwirkung der Nährpflanzen auf die Schwärmer einige Bemerkungen Platz finden. Für die Parasiten lagen ihrem Auftreten zufolge nur drei Möglichkeiten der Einwanderung vor: die schwärmenden Sporen des Wirthes, dieselben Organe im zur Ruhe gekommenen Zustande und junge Schläuche vor der ersten Sporangienbildung. Bisher fehlten solche Beobachtungen, welche auch in anderen Stadien der Wirthspflanze eine Infection möglich erscheinen liessen.

Die schwärmenden Zustände der Saprolegnieen werden gar nicht von den parasitischen Schwärmern befallen. Beiderlei Schwärmer können in demselben Wassertropfen unbehindert ihre Bewegungen ausführen, bei zufälliger Berührung mit einem Saprolegniaschwärmer verhält sich der Chytridienschwärmer genau so, als ob er auf jeden beliebigen anderen Gegenstand in seiner Bahn gestossen wäre. Eine Verschmelzung der beiden Sporen findet ebenso wenig statt, als ein Festsetzen der Chytridiumsporen an die der Saprolegnia, wodurch die letzteren vielleicht vorzeitig zur Ruhe gebracht würden,

1) De Bary und Woronin, l. c. p. 13.

2) Nach eigenen Beobachtungen.

3) Sitzungsberichte des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. 1878. (Bot. Zeit. 1879 p. 352.)

4) De Bary, Pringsh. Jahrb. II. p. 188.

und dadurch die Keimung eher erfolgte. An die abgerundeten, ruhenden Saprolegniasporen setzen sich die parasitischen Schwärmer wohl an, aber niemals findet eine Entleerung derselben statt.

Es bleibt somit nur der dritte Weg übrig, und auf diesem gelangen alle beobachteten Formen in's Innere der Wirthe. Junge Schläuche werden besonders reichlich befallen. Auch ältere, ebenso wie bereits entleerte Schläuche können durch Eindringen der angesetzten Sporen dem Parasiten als Wege dienen. Da nun die Saprolegnieen, neben einer Minderzahl von jungen und alten Schläuchen, eine Mehrzahl von Sporangien, Gemmen und Oogonien bilden, so wurde die Frage aufgeworfen, wie sich die parasitischen Schwärmer gegen diese Organe ihrer Wirthe verhalten. Eine lange Reihe von Versuchen und Culturen wurde zur Lösung dieser nicht uninteressanten Frage angestellt, deren Beantwortung denn auch in vollem Masse ermöglicht wurde. Ich stelle hier kurz die Ergebnisse für die auf Saprolegnia schmarotzenden Formen zusammen und verweise auf die speciellen Beschreibungen und Erörterungen bei Woronina. Die Achlyaparasiten wurden in diesem Punkte nur nebenher untersucht, da einmal Achlya durch die Seltenheit der Gemmenbildung weniger vortheilhaft sich erwies und im übrigen die Untersuchung von je einer Species aus jeder Gattung genügte.

Olpidiopsis Saprolegniae dringt leicht ein in junge und schwer in ältere Saprolegniaschläuche, nicht in Sporangien, Gemmen und Oogonien [1]).

Rozella septigena dringt leicht ein in junge und alte Saprolegniaschläuche, nicht selten auch in Gemmen, nicht in Sporangien und Oogonien [2]).

Woronina polycystis dringt leicht ein in junge und alte Saprolegniaschläuche, in Gemmen, in Zoosporangien und in junge Oogonien.

---

1) Schmitz (Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. in Bonn 36. Bd.. 4. Folge 6, p. 361) giebt an, Olpidiopsis Saprolegniae in jugendlichen Oogonien von Saprolegnia beobachtet zu haben. Ich möchte fast annehmen, dass die oogonienähnliche Anschwellung der befallenen Schläuche den Anschein hervorgerufen haben mag, als ob wirklich eine Infection junger Oogonien stattgefunden hätte.

2) Pringsheim, Jahrb. II. p. 209, fand Nebenäste der Oogonien von Rozella befallen.

Die Erscheinung, dass die parasitischen Schwärmer unter verschieden alten Saprolegniaschläuchen sich stets an die ihrem Eindringen günstigste Altersstufe ansetzen, konnte oft genug beobachtet werden und regte eine Frage an, welche auch noch durch andere Thatsachen nahe gelegt wurde.

Bringt man in eine Cultur von Saprolegnia, welche z. B. durch Pythium proliferum verunreinigt ist, Schwärmsporen eines der drei Chytridien, so findet man nach Verlauf der normalen Schwärmzeit nur die Saprolegniaschläuche von den Sporen occupirt. Vergeblich wird man die Cultur durchmustern, um auch befallene Pythiumschläuche aufzufinden. Noch frappanter wirkt folgendes Experiment: einer kräftigen Cultur von Saprolegnia monoïca wurden Schwärmsporen von Rozella simulans nov. spec., welche nur auf Achlya schmarotzt, zugesetzt. Nach Verlauf der normalen Schwärmzeit ergab eine Prüfung der Cultur, dass zahlreiche Saprologniaschläuche von scheinbar zur Ruhe gekommenen Sporen bedeckt waren. Die Cultur wurde halbstündlich controlirt, so dass ein Eindringen nicht übersehen werden konnte. Nach Verlauf von 8 Stunden und dementsprechend öfterer Prüfung der Cultur konnte folgendes Resultat aufgezeichnet werden: Die Rozellaschwärmer setzen sich an die Saprolegniaschläuche an, ohne sich abzurunden und mit einer Cellulosemembran zu umgeben, sie kommen also nicht zur Ruhe. Nach längerem oder kürzerem Anhaften lösen sich die Sporen wieder ab, um mit erneuter Kraft den Tropfen zu durchirren. Sie ruhen gleichsam an den Saprolegniaschläuchen nur aus. Die Schwärmzeit war also hier auf 8 Stunden verlängert worden, während im normalen Falle die entleerten Sporen sich nach einer Stunde an ihre Wirthspflanze anzusetzen pflegen.

Ebenso ergab eine Aussaat von Woroninaschwärmern in eine reine Pythiumcultur, dass niemals Woroninaschwärmer sich an Pythium ansetzen. Die in dieser Weise angestellten Untersuchungen wurden soweit ausgedehnt, dass folgendes allgemeines Resultat daraus gezogen werden konnte.

Die Schwärmer der drei Gattungen setzen sich nur an ihre specifischen Nährsaprolegnieen fest. Werden ihnen andere Formen dargeboten, so kommen sie im freien Wasser zur Ruhe und gehen hier zu Grunde. Gleichzeitig wird die Schwärmzeit oft bedeutend

verlängert. Auch an beliebige andere im Tropfen dargebotene Körper setzen sich natürlich die Sporen nicht an. So z. B. wurden Woroninaschwärmer in einem hängenden Tropfen mit Leinwandfasern, Holzspähnen und Fliegenbeinstacheln zusammengebracht. Fünf Stunden nach der Sporenentleerung hatte ein Ansetzen an die Gegenstände nirgends stattgefunden. Die sonst sehr kurze Schwärmzeit der Woronina war auf 5 Stunden verlängert worden und selbst nach 15 Stunden noch bewegten sich zahlreiche Woroninaschwärmer in dem Tropfen umher.

Wie verhalten sich nun Saprolegniasporen, wenn ihnen kein Nährmaterial, sondern nur Leinwandfasern oder dergleichen dargeboten werden? Sie setzen sich an dieselben an und keimen in normaler Weise. Bringt man nun an das entgegengesetzte Ende des Tropfens eine Insectenlarve, so werden die Keimschläuche der Saprolegnia angezogen und wachsen direct auf das Substrat zu. Man sieht, Saprolegnia kann unbeschadet seiner zukünftigen Vegetation sich an jeden beliebigen Gegenstand ansetzen und auskeimen, da der Keimschlauch durch in demselben Gefäss liegendes Material angezogen wird. Liegt dasselbe in der Nähe der Spore, so wächst der Keimschlauch direct nach dem Material hin. Weiter entferntes Nährmaterial wird durch Zoosporenbildung des Keimschlauches ebenfalls von der Saprolegnia ausgenutzt werden können.

Es liegt auf der Hand, dass diese Vortheile für die Chytridiumschwärmer nicht existiren und dass sie unfehlbar zu Grunde gehen, wenn sie nicht an ihre Nährpflanzen sich ansetzen können.

Die Thatsache, dass in allen Fällen die parasitischen Schwärmer sich nur an ihre Nährsaprolegnieen ansetzen, kann in dreifacher Weise erklärt werden. Entweder geht eine Wirkung von dem Wirth auf den Parasiten aus, so dass der letztere vom ersteren angezogen wird, oder den Schwärmsporen kommt ein specifisches Wahlvermögen zu, welches sie befähigt, stets die ihnen nöthige Nährpflanze auch unter anderen Saprolegnien herauszufinden. Endlich konnte die Erscheinung auch als eine Resultante aus den beiden angedeuteten Ursachen aufgefasst werden.

Wir haben in der vorliegenden Eigenthümlichkeit nicht einen alleinstehenden, besonderen Fall vor uns, sondern es handelt sich hier um die bei jedem Parasiten bestehende Wechselwirkung zwischen

Wirth und Schmarotzer. Bei den mit autonom beweglichen Sporen versehenen Schmarotzerpilzen, deren Uebertragung also nur im Wasser möglich ist, reicht diese Wirkung soweit zurück, wie auch in unserem Falle, und durch dieselbe wird überhaupt das Ansetzen der Parasitensporen erst möglich.

Hier würden also in ihrem Verhalten anschliessen die algenbewohnenden Chytridien und Pythiumarten, die Gattungen Lagenidium, Myzocytium. So vor allen Dingen die von Strasburger mitgetheilten Beobachtungen von Chytridium vorax auf Haematococcus pluvialis[1]). In gewissem Sinne gehören auch die Erscheinungen hierher, welche de Bary und Woronin bei Synchytrium Taraxaci beobachteten. Wurden in zoosporenhaltigem Wasser junge und alte Blätter von Taraxacum den Schwärmern dargeboten, so blieben die älteren Blätter vollkommen intact und nur die jungen wurden inficirt. Hier handelt es sich also um eine Auswahl des günstigsten Altersstadiums, welche scheinbar die Schwärmer unter dem ihnen dargebotenen Material bewerkstelligten. Dieselbe Beobachtung habe ich bereits für unsere Pilzgruppe erwähnt und füge hinzu, dass z. B. Woroninasporen in einer Cultur mit jungen eben aus der Larve hervorbrechenden Saprolegniaschläuchen und mit Gemmen, sich nur an die ersteren und oft nur in verschwindender Minderzahl auch an die letzteren ansetzten.

Auch das Heranwachsen von Antheridienästen an die Oogonien der Saprolegnieen[2]), überhaupt die Entstehung der ersten bei den monöcischen Formen, ist ebenfalls auf eine Wirkung zurückzuführen, welche von den jugendlichen Oogonien ausgeht.

Näheres über dieses interessante Verhalten bei de Bary[3]) und einige Notizen bei Woronina über das Befallen jugendlicher Oogonien.

De Bary nimmt an, dass bei der Oogonienbildung chemische Umsetzungen stattfinden, welche von Ausscheidung und Diffusion specifischer Stoffe in das umgebende Wasser begleitet sind. Diesen Producten nun möchte de Bary auf einen gewissen Umkreis eine Wirkung zuschreiben, welche eben darauf hinausläuft, die im Bereich

1) Schwärmsporen l. c.

2) De Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze IV. p. 86—92.

3) ibidem.

der Wirkungssphäre liegenden Saprolegniaschläuche zur Nebenastbildung anzuregen. Die Nebenäste werden, einmal gebildet, auch in ihrer Wachsthumsrichtung, direct auf das Oogonium zu, von demselben beeinflusst.

Kehren wir nun zu unseren Schwärmern zurück, so unterliegt es keinem Zweifel, dass bei der Vegetation von Saprolegnieen, wie bei allen anderen Gewächsen auch, Stoffwechselproducte in das umgebende Wasser diffundiren und die Annahme liegt nahe, dass mit der Entfernung vom vegetirenden Schlauche auch die Verdünnung dieser Stoffe durch das Wasser zunimmt. Jeder Schlauch ist also mit einer Hülle von Wasser umgeben, welches die Stoffwechselproducte der Saprolegnia in sich aufnimmt und dadurch eine specifische Qualität erlangt. Wie nun bei anderen Pflanzen in verschiedenen Lebensaltern und verschiedenen Organen verschiedene Umsetzungen stattfinden und dementsprechend auch die Stoffwechselproducte einer Aenderung unterliegen, so werden auch bei den Saprolegnieen junge Schläuche, Gemmen, Sporangien und Oogonien bestimmte und von einander unterschiedene Stoffe ausscheiden. Ein junger Saprolegniaschlauch wird von einer Wasserhülle umgeben, in welcher andere Stoffwechselproducte suspendirt sind, als bei einem Oogonium etc.

Bei verschiedenen Gattungen werden natürlich erst recht differente Diffusionsstoffe das umgebende Wasser erfüllen, so dass ein Achlyaschlauch, dem ihn direct umgebenden Wasser bis zu einem gewissen Umkreis eine andere specifische Qualität verleiht, als ein Saprolegnia- oder ein Aphanomyceschlauch. Wie gross dieser Umkreis ist, innerhalb dessen die Stoffwechselproducte der Saprolegnia das Wasser chemisch verändern, lässt sich natürlich nicht bestimmen. Derselbe wird aber abhängen von der Lebhaftigkeit der Vegetation. Hierfür könnte die Beobachtung verwerthet werden, dass junge, also kräftig vegetirende Saprolegniaschläuche sehr schnell von den Schwärmern besetzt werden, dass auf der anderen Seite in einer Gemmencultur die Schwärmzeit oft bedeutend verlängert wird und erst viel später das Ansetzen der Sporen erfolgt.

Aber auch diese selbst werden die allerdings äusserst geringe Kraft, deren sie zur Ausführung ihrer Bewegung bedürfen, chemischen Umsetzungen entnehmen und ebenfalls eine bestimmte chemische

Qualität besitzen. Vielleicht würden die Schwärmer bei ihrer Vegetation Producte liefern, welche mit den Umsetzungsstoffen der Wirthspflanze in Wechselwirkung treten könnten.

Welche chemischen Stoffe hierbei in Frage kommen, entzieht sich natürlich aller Discussion und erst recht aller Untersuchung. Das Vorstehende sollte nur ein Versuch sein, die Wechselwirkung zwischen Wirth und Parasit verständlich zu machen. Wir würden dieselbe lediglich also betrachten als bedingt durch die bei der Vegetation des Wirthes erfolgende Ausscheidung von Stoffwechselproducten und die Anpassung der parasitischen Schwärmer, unter der Einwirkung dieser Producte sich anzusetzen.

Endlich bleibt noch die Erscheinung zu erklären, dass Olpidiopsis nicht in die Gemmen seines Wirthes eindringt, und dass erst recht ein Eindringen unterbleibt, wenn ausnahmsweise doch einmal eine Spore sich an eine andere Saprolegniee angesetzt hat. Für den ersten Fall finden sich unter den landbewohnenden Parasiten Beispiele genug, dass das Eindringen des Schmarotzers nur auf einer gewissen Altersstufe des Wirthes erfolgen kann[1]). Ebenso dringen die Keimschläuche anderer Schmarotzerpilze nur dann in das Innere der sie zufällig tragenden Pflanze, wenn dieselbe ihre specifische Nährpflanze ist.

Endlich wurde ein einziges Mal beobachtet, dass Sporen von Rozella septigena sich nicht nur an Aphanomyces scaber ansetzten, sondern auch ihren Inhalt in denselben entleerten. Eine Weiterentwicklung fand hier ebensowenig statt, wie in dem von de Bary beschriebenen Ausnahmefall, wo ein Keimschlauch der Anemone bewohnenden Peronospora pygmaea durch die Epidermis von Ficaria ranunculoïdes eingedrungen war[2]).

Diese verschwindend kleine Zahl von abnormen Vorkommnissen, welche in den nach Hunderten angestellten Culturen zur Beobachtung kamen, ändert nichts an den für die Schwärmer der Chytridien aufgestellten Regeln.

Wir wenden uns nunmehr zu der Entwicklungsgeschichte der

1) De Bary: Morphologie und Physiologie der Pilze etc. p. 218.
2) Ebendaselbst.

drei Pilzformen und schliessen uns vorläufig ohne weiteres an die Reihenfolge bei Cornu an. Wir beginnen mit der einfachsten Form: Olpidiopsis und schreiten durch Vermittelung der Rozella zu der scheinbar complicirtesten und interessantesten Gattung der Gruppe vorwärts: zu Woronina.

III. Die Gattung Olpidiopsis.

Die Gattung ist charakterisirt durch länglich runde oder langgestreckt elliptische Sporangien mit glatter Oberhaut, welche in angeschwollenen und deformirten Schläuchen von Saprolegnieen sich finden. Vor der Sporenbildung treibt jedes Sporangium einen die Sporenwand durchbohrenden Hals und entsendet durch denselben die Schwärmsporen in das umgebende Wasser. Ausserdem finden sich in den Schlauchanschwellungen oder gesondert von den glatten Sprorangien ihnen gleichgestaltete Stachelkugeln, welchen die Function von Dauerorganen im Entwicklungscyclus der Olpidiopsis zukommt.

Die auf Saprolegnia schmarotzende Species der obigen Gattung ist der bei weitem häufigste Repräsentant der ganzen Gruppe und demzufolge am längsten bekannt. Ueber ihn liegt daher eine ziemlich umfangreiche Literatur vor, welche hier in thunlichster Kürze besprochen werden soll.

Die erste Notiz über das Vorkommen von länglich runden Zellen in angeschwollenen Saprolegniaschläuchen verdanken wir Nägeli [1]), welcher die Entleerung äusserst kleiner beweglicher Körperchen beobachtete und dieselben als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane der ihm vorliegenden Saprolegniee deutete.

Neues über die Function und Natur der fraglichen Gebilde konnte auch Cienkowski [2]) der Nägeli'schen Mittheilung nicht hinzufügen. Er fand aber zuerst die Stachelkugeln, ohne dass es ihm gelungen zu sein scheint, auch hier eine Schwärmerentleerung zu beobachten. Ohne Bedenken hatte man bisher die räthselhaften Gebilde als Organe

1) Zeitschrift f. wissensch. Bot. I. 3. 1846 p. 29.
2) Algologische Studien, Bot. Zeit. 1855.

der Saprolegnia gedeutet, eine Keimung der vermeintlichen Sporen aber niemals auffinden können.

Alex. Braun[1]) gelangte nun auf Grund vergleichender und umfangreicherer Untersuchungen über einzellige Parasiten von Algen zu der Ansicht, auch die fraglichen Gebilde als Schmarotzer der Saprolegnieen aufzufassen. Er deutete die glatten, hälsetreibenden Zellen in den Fadenanschwellungen als Sporangien, ihren beweglichen Inhalt als Schwärmsporen einer Pilzform aus dem neu aufgestellten Genus Chytridium und benannte dieselbe Chytridium Saprolegniae. Andererseits schien nach A. Braun auch eine andere Deutung nicht ganz abweisbar, derzufolge vielleicht männliche Geschlechtsorgane der Saprolegnia vorliegen könnten. Hierfür sprach in erster Linie die Keimungsunfähigkeit der im Wasser zur Ruhe gekommenen Schwärmer. Pringsheim[2]) untersuchte die vorgerückteren Entwicklungsstadien der Olpidiopsis genauer und erklärte die glatten Sporangien als Antheridien, die Schwärmer als Spermatozoiden der Saprolegnia ferax, deren nebenastlosen Oogonien jedenfalls durch bewegliche Sexualzellen der männliche Befruchtungsstoff übermittelt werden musste. Die Stachelkugeln wurden nicht näher berücksichtigt und bei ihrer gelegentlichen Erwähnung die Möglichkeit eines vorliegenden Parasiten ausgesprochen[3]).

Endlich stellte Cornu in seiner Monographie die Braun'sche Ansicht wieder in den Vordergrund und erhob das Chytridium Saprolegniae A. Br. zum Repräsentanten einer neuen Gattung Olpidiopsis. Durch eifriges Suchen gelang es Cornu[4]), einige neue Formen aufzufinden, so dass er in seiner Gattung 5 Arten vereinigte, welche theils durch morphologische Merkmale sich unterschieden, theils durch die sie nährenden Saprolegnieen sich als specifisch verschieden erwiesen.

Endlich habe ich selbst die Entwicklungsgeschichte und besonders auch das Eindringen des Parasiten sowie die Keimung seiner Dauersporen freilich lückenhaft geschildert[5]). Erneute Beobachtungen

1) Ueber Chytridium.
2) Jahrb. f. wiss. Botanik II. 1860.
3) ibidem p. 225.
4) Annales des sciences nat., 5. Serie, XV. Bd.
5) Botanische Zeitung 1880.

haben die bisher offen gelassenen Fragen erledigt, so dass ich jetzt im Stande bin, eine allseitig abgeschlossene Lebensgeschichte unseres Parasiten zu liefern.

Die Untersuchung beschäftigt sich mit zwei der Cornu'schen Formen: mit der, wie ich früher bereits andeutete, streng an Saprolegnia gebundenen Olpidiopsis Saprolegniae und der ausschliesslich Achlya befallenden Olpidiopsis fusiformis Cornu. Beide Formen stimmen in allen wesentlichen Punkten überein, so dass der Kürze halber in den folgenden Zeilen schlechthin von Olpidiopsis gesprochen werden soll, wo nicht besondere Umstände eine Nennung der Species nöthig machen.

Aus den Sporen der stachellosen Sporangien sowohl als aus denen der Stachelkugeln gehen unter günstigen Vegetationsbedingungen, bei Reinhaltung der Cultur von Infusorien und besonders auf bei öfterer Erneuerung des Tropfenwassers die glatten stachellosen Sporangien hervor, wenn genügend hohe Temperatur vorhanden ist. Diesen Entwicklungsgang nimmt der Pilz also vorwiegend im Sommer, wo man oft wochenlang stachellose Sporangien allein findet und die Stachelkugeln vollständig ausbleiben. Ihr erstes Auftreten beobachtete ich am 9. September und habe sie seitdem niemals vergeblich gesucht. Unter ungünstigen Verhältnissen werden auch im Sommer Dauersporangien gebildet werden, ebenso wie bei günstigen Culturbedingungen im Winter oft mehrere glatte Sporangiengenerationen aufeinanderfolgen können.

Die Entwicklung der glatten Sporangien.

In meiner ersten Arbeit habe ich bereits eingehend die Entwicklungsgeschichte dieser stachellosen Sporangien geschildert und gebe hier nur nochmals die wichtigsten Momente kurz wieder. Der abgebildete Fall entspricht der Sommerentwicklung des Parasiten, d. h. das beobachtete glatte Sporangium ging hervor aus einer Spore eines eben solchen Organes. Aus je einer eingedrungenen Spore geht ein Sporangium hervor, dessen definitive Grösse abhängig ist von der mehr oder weniger reichlichen Zufuhr von Nährstoffen durch den befallenen Schlauch.

Im allgemeinen entwickelt sich die Spore an dem Orte zum

Sporangium, an dem sie in den Faden eingedrungen ist und veranlasst durch ihr Wachsthum oft schon nach 12 Stunden eine Anschwellung des sie umschliessenden Schlauchstückes.

Drang die Spore in der Continuität des Fadens ein, so unterbleibt natürlich das weitere Spitzenwachsthum desselben, da die dazu erforderlichen Baustoffe auf ihrem Wege nach dem Scheitel des Schlauches den jugendlichen Parasiten passiren müssen und hier von demselben sofort verbraucht werden, oder zu späterem Verbrauch gleichsam wie von einem Anziehungscentrum aus festgehalten werden. Wurde die Spitze des Schlauches von den sich entleerenden Sporen occupirt, so unterbleibt auch das weitere Längenwachsthum, da hier die zugeführten Protoplasmamengen ebenfalls der umwandelnden Thätigkeit des Parasiten anheimfallen.

Der Regel nach ist somit die eingedrungene Olpidiopsisspore an die Stelle ihres Eintrittes in die Saprolegnia gebunden und wird nur zufällig von dem scheitelwärts strömenden Protoplasma mit fortgerissen. Auf diese Weise kann ein befallener Schlauch noch ein bedeutendes Stück in die Länge wachsen, die an der Basis eingedrungene Spore kommt dann am Scheitel zur Entwicklung[1]).

Der normale Gang der Entwicklung verlangt aber eine derartige Wanderung nach dem Scheitel nicht. Die Spore bleibt an dem zufälligen Orte des Eindringens liegen, wächst zum Sporangium heran und verursacht nur an dem sie unmittelbar umschliessenden Fadenstück die für Olpidiopsis charakteristischen Auftreibungen und Anschwellungen.

Je grösser die Zahl der Sporen ist, welche sich in einen und denselben Schlauch entleerten, um so geringer wird die definitive Grösse der reifen Sporangien sein, um so grösser aber und umfangreicher die Anschwellungen. Auf diese Weise entstehen die ballonartig aufgeblasenen Saprolegniaschläuche, in denen ich 40—50 und mehr kleine Sporangien zählen konnte.

Die eingedrungene Spore entzieht sich unter dem Inhalt der Saprolegnia bald der Beobachtung; ihre Individualität bleibt aber gewahrt und sie vergrössert sich auf Kosten des Saprolegniaprotoplasmas. Nach etwa 24 Stunden tritt in dem angeschwollenen

1) Conf. Pringsheims Jahrb. II p. 221 Anmerkung.

Schlauche[1]) eine dunklere, länglich runde, nackte Protoplasmamasse hervor, die gewachsene Spore (Taf. I. 2a). Träge, amoeboide Bewegungen verändern fortwährend die Umrisse derselben. Umgeben wird der junge Parasit vom Protoplasma der Saprolegnia, welches durch feine Stromzweige und Fäden mit dem Wandbeleg verbunden ist und auf diesen Verbindungsströmchen dem wachsenden Protoplasmakörper neues Material zuführt. Derselbe nimmt schnell an Grösse zu und hat nach weiteren zwölf Stunden den Fig. 2b abgebildeten Umfang erreicht. Späterhin sondert sich das parasitische Protoplasma immer schärfer von dem es umgebenden Saprolegnia-Inhalte ab und grenzt sich nach weiteren drei Stunden durch eine Cellulosemembran ab (Fig. 2c Taf. I). Ausserhalb liegen noch unaufgenommene Protoplasmapartikel der Saprolegnia und ebenso verbinden allerdings jetzt sehr dünn gewordene Strömchen das junge Sporangium mit dem sehr reducirten Wandbelege. Auch diese letzten Reste des nährenden Wirthsprotoplasmas werden auf osmotischem Wege aufgenommen, so dass nach 7 Stunden das fertige Sporangium in der entleerten Schlauchauftreibung allein übrig bleibt (Fig. 2d). Auch im Innern der gewachsenen Spore machen sich Veränderungen schon frühzeitig geltend und nach 24 Stunden enthält die nackte Protoplasmamasse zahlreiche, stark lichtbrechende, glänzende Körnchen eines fetten Oeles. Mit dem Wachsthum der nackten Masse geht eine Vermehrung dieser Körnchen Hand in Hand und nach erfolgter Membranbildung enthält das junge Sporangium eine grosse Anzahl dieser Gebilde, welche vielfach zu grösseren Klumpen und Kugeln zusammenfliessen und ein ganz specifisches Aussehen der Sporangien herbeiführen. Diese Fettmassen vertheilen sich vor der Reife des Sporangiums in gleichmässigen Abständen in der feinkörnigen Grundmasse des Inhalts, in welchem ausserdem bei grösseren Sporangien eine Anzahl von Vacuolen, bei kleineren Exemplaren eine einzige centrale das Stadium der Reife herbeiführen.

In günstigen Culturen geht auch dieses Stadium schnell vorüber. Das Sporangium treibt an einer, seltener an mehreren Stellen, eine Papille hervor, welche sich in kurzer Zeit zu einem

1) In dem abgebildeten Falle war die Spore an der Basis des Schlauches eingedrungen und passiv nach dessen Scheitel geführt worden.

Hals[1]) verlängert, der die Wand des Saprolegniaschlauches durchbohrt und nun mit seiner Spitze in das umgebende Wasser ragt (Fig. 2e).

Die Entleerung der Sporangien.

Die Halsbildung leitet die Entleerung des Sporangiums ein. Bald nachdem der Hals durch die Saprolegniawand ins Freie gelangt ist, verschwinden im Inhalt des Sporangiums die Vacuolen und mit einem Male zerfällt der gesammte Inhalt in scharf umschriebene, rundliche Theilchen mit je einem lichtbrechenden, glänzenden Körnchen im Centrum. Die Sporen sind gebildet. Auch im Entleerungshalse zerfällt das Protoplasma meist wenige Minuten später in Schwärmer (Fig. 2f); fast gleichzeitig beginnt eine langsam hin- und herdrängende und wogende Bewegung der jungen Sporen. Das Wogen und Drängen wird lebhafter und meist schon nach 10 Minuten öffnet sich die Spitze des Entleerungshalses, um die Schwärmer in das umgebende Wasser austreten zu lassen. Sobald die ersten das Sporangium verlassen haben und die noch in demselben enthaltenen ihre Bewegungen freier ausführen können, beginnt das äusserst lebhafte Wimmeln und Durcheinander der noch unentleerten Sporen, welches für die Entleerung der Olpidiopsis so charakteristisch ist. Dasselbe tritt aber erst nach der Oeffnung des Schlauches ein, nicht wird, wie ich früher angab, durch das Wimmeln der Schlauch gesprengt. Der Augenschein spricht auch dafür, dass die Spitze desselben durch Aufquellen gelockert wird, nun den allerdings stark gegen sie drückenden Sporen nicht mehr Widerstand leisten kann und sich öffnet. Ein Zersprengen der Oeffnung ohne vorhergehende Quellung kann schon deswegen nicht vorliegen, weil der Entleerungshals an seiner Mündung in das Wasser keinerlei Spuren der zerrissenen Membran an sich trägt.

In dem gezeichneten Beispiele erfolgte das Eindringen der Sporen am 17. September 1881 Abends 8 Uhr und die Entleerung des Sporangiums trat ein am 19. September Abends $8^1/_4$ Uhr, so dass also in 48 Stunden der Entwicklungscyclus von der Spore bis wieder

1) Nur einmal habe ich eine Verzweigung dieses Entleerungshalses beobachtet, conf. Bot. Zeit. 1880, Taf. X Fig. 7.

zur Spore durchlaufen wurde. Diese kurze Zeit beansprucht die Entwicklung aber nur unter günstigen Bedingungen und in der warmen Jahreszeit.

Ein anderes Beispiel von nahezu viertägiger Entwicklungszeit wurde beobachtet: Eindringen der Sporen am 20. März 1880 $^1/_2$4 Uhr Nachmittags, die Entleerung erfolgte am 23. März Nachts 12 Uhr.

In vielen Culturen, in denen durch unterlassene Erneuerung des Wassers oder durch Ueberhandnahme der Bacterien, die Vegetationsbedingungen ungünstig werden, bleibt das Sporangium auf dem Stadium der Fig. 2d stehen. Die Halsbildung unterbleibt meistens und in diesem Zustande kann das Sporangium eine Zeit lebensfähig sich erhalten.

Eine Unmenge von Versuchen, welche angestellt wurden, um die Maximaldauer dieser Ruheperiode aufzufinden, blieben ohne sichere Resultate. Zuweilen genügte schon dreitägiges Verweilen in den ungünstigen Bedingungen, um jede spätere Entleerung zu verhindern, zuweilen gelang noch nach achttägiger Ruhe eine Wiederbelebung der Sporangien. Ueber diese Zeit hinaus werden dieselben selten erhalten bleiben, da unter den ungünstigen Bedingungen Bacterien und Infusorien sich rapid vermehren und die Olpidiopsissporangien zerstören.

Die Entwicklung der Stachelkugeln.

Vor allen Dingen musste hier die Frage entschieden werden, ob die Stachelkugeln mit einem Geschlechtsacte zusammenhängen oder ob auch sie ungeschlechtliche Organe sind.

In letzterem Falle würde somit Olpidiopsis ein vollkommen agamer Organismus sein. Wir werden sehen, dass wirklich jede geschlechtliche Fortpflanzung fehlt und dass alles, was man bisher zu Gunsten einer solchen deutete, anders erklärt werden muss.

Cornu, welcher zuerst die Stachelkugeln als Dauersporen der Olpidiopsis auffasste, glaubte auch die geschlechtliche Entstehung der Stachelkörper erwiesen zu haben und bildete entsprechende Zustände für O. Index[1]) und O. fusiformis[2]) ab. Er beobachtete, dass an

1) Taf. III. Fig. 11.
2) Taf. IV. Fig. 4.

den Stachelkugeln der beiden genannten Arten und an denjenigen der O. Saprolegnia meist je eine kleinere, leere Zelle angewachsen sei, seine „cellule adjacente".

Er deutete dieses Zellenpaar in der Weise, dass die ganze Stachelkugel als Oogonium aufgefasst wurde, in welches die „cellule adjacente" als Antheridium ihren befruchtenden Inhalt entleerte. Infolge dieses Befruchtungsactes sollte das ganze Oogonium zur Dauerspore, zur Stachelkugel heranreifen. Thatsächliche Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der angenommenen Sexualorgane oder über den Geschlechtsact selbst konnte er nicht machen und so blieb denn die Sexualität der Stachelkugeln als Hypothese von grosser Wahrscheinlichkeit bestehen.

Auch Reinsch[1]) bildete für Olp. fusiformis die Cornu'sche „cellule adjacente" ab und bestätigte dadurch die von Cornu gemachten Angaben. Ich selbst habe nun in meiner ersten Mittheilung über die Stachelkugeln durch die Entwicklungsgeschichte dargethan, dass bei O. Saprolegniae eine „cellule adjacente" nicht existirt und vermuthete damals vielleicht auf anderem Wege eine geschlechtliche Entstehung der Stachelkugeln.

In meiner Notiz habe ich insofern etwas übereilt gehandelt, als ich die Cornu'sche Fig. 4 Taf. IV und die Figuren von Reinsch mit in die Diskussion einschloss, während doch meine Erfahrungen nur auf O. Saprolegniae sich beschränkten. Die beiden genannten Autoren lieferten aber Zeichnungen von O. fusiformis. Jetzt habe ich auch Gelegenheit gehabt, diese Species eingehend zu studiren und bin somit in der glücklichen Lage, die frühere übereilte Kritik durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung bestätigt zu sehen.

Die von Cornu und Reinsch abgebildeten Stachelkugeln, welche in Gesellschaft der O. fusiformis vorkommen, gehören nicht zu dieser, sondern zu einem anderen Organismus, welcher in Achlya schmarotzt. Seine Entwicklungsgeschichte konnte leider aus Mangel an Untersuchungsmaterial nicht festgestellt werden. Dagegen gelang es wiederholt, die Bildung der Dauerzustände bei O. fusiformis zu beobachten. Dieselben entsprechen genau denjenigen der O. Saprolegniae. Sie haben die längliche Gestalt der stachellosen Sporangien und gehen

1) Pringsheims Jahrb. XI.

aus diesen, wie wir sehen werden, direct hervor. O. fusiformis und O. Saprolegniae bieten also auch hierin die grösste Uebereinstimmung dar. Die kleinen Stachelkugeln wurden niemals im genetischen Zusammenhange mit O. fusiformis beobachtet. Weitere Untersuchungen werden ihre Zugehörigkeit zu einem parasitischen Organismus darthun, dessen glatte Sporangien bereits von Reinsch abgebildet worden sind und der besonders in alten Saprolegniaschläuchen zu schmarotzen scheint. Nach den bisher vorliegenden Thatsachen wird voraussichtlich dieser Organismus zu unserer Pilzgruppe gehören.

Für Olpidiopsis Saprolegniae hatten meine Untersuchungen das vermuthete Fehlen der „cellule adjacente" bestätigt und in dieser Richtung jede geschlechtliche Differenzirung als unmöglich erwiesen. Durch Unterbrechung der Untersuchung blieb aber einstweilen der Zusammenhang einer Spore mit dem Stachelsporangium unermittelt und es lag die Vermuthung nahe, dass im Innern des Fadens eine Verschmelzung eingedrungener Sporen doch erfolgen könnte. Erneute Studien haben ergeben, dass auch eine derartige Copulation nicht eintritt, dass vielmehr auf ungeschlechtlichem Wege aus je einer eingedrungenen Spore ein Stachelsporangium hervorgeht.

Die Entwicklungsgeschichte der Stachelsporangien ist bei den beiden uns hier beschäftigenden Arten dieselbe und es wird genügen, wenn ich unter Hinweis auf meine frühere Arbeit über O. Saprolegniae, einige Notizen über O. fusiformis hier folgen lasse.

Bis zur Umgrenzung des jugendlichen Sporangiums mit einer glatten Cellulosemembran spielen sich hier dieselben Vorgänge ab, wie bei der Entstehung der glatten Sporangien. Unter Bezugnahme auf diese beginnen wir unsere Beschreibung mit dem Stadium, wo die mit glatter Membran umgebene Sporangienanlage von zahlreichen noch unverbrauchten Körnchen und Fettkügelchen des Wirthes umlagert wird (Fig. 1a, 3a). Während nun das glatte Sporangium diese Baustoffe nach vorausgegangener Lösung endosmotisch in sich aufnimmt, werden dieselben beim Stachelsporangium zur Bildung des Stachesbesatzes aufgebraucht. Wir sehen unter stetiger Abnahme der aussenliegenden Körnchen und im Zusammenhang mit diesen die Stacheln auf der Membran entstehen (Fig. 1b, 3b). Die Dichtigkeit des Stachelkleides und die Stärke der einzelnen Stacheln hängt ab von der Menge der zu Gebote stehenden Materialien. So finden

wir dort die ausgiebigste Bestachelung, wo viel und grosse Mengen von Baustoffen noch nach der Wandbildung dem jungen Sporangium zu Gebote stehen, oder auch noch durch Protoplasmaströme demselben zugeführt werden.

Wir sehen also auf höchst einfache Weise ein stachelloses Sporangium sich in ein Stachelsporangium umwandeln, **ohne** Geschlechtsact. Die Stadien, welche der protoplasmatische Inhalt bei der Bildung der Stachelkugeln durchmacht, gleichen durchaus den früher für die stachellosen Sporangien beschriebenen, so dass wir hier, um Weitläufigkeit zu vermeiden, auf die obigen Auseinandersetzungen Bezug nehmen können. Schliesslich treten Vacuolen auf und das Stachelsporangium hat unter gleichzeitiger schwacher Bräunung seinen Reifezustand erreicht. Es durchläuft ungefähr in derselben Zeit, wie das glatte, seine Entwicklung. Tritt eine Verzögerung ein, so macht sich dieselbe vor dem Beginn der Stachelbildung bemerkbar, auf einem Stadium also, auf dem eigentlich erst diejenigen Einflüsse auf die Sporangienanlage sich geltend machen, unter denen sich dieselbe entweder zum glatten oder zum bestachelten Fruchtkörper ausbildet.

Eine Prädisposition zu einer bestimmten Sporangienform liegt also in den Schwärmern nicht vor. Wenn ich früher eine Entstehung von Stachelsporangien aus den Schwärmern der glatten Sporangien und umgekehrt als in regelmässiger Abwechselung eintretend beschrieb, so bitte ich dies der ausschliesslichen Beobachtung im Winter zuschreiben zu wollen, worauf sich damals allein meine Erfahrung stützte. Erst auf dem mehrfach genannten Stadium tritt der entscheidende Moment ein, von dem ab die jugendliche Anlage entweder zum stachellosen oder zum bestachelten Sporangium auswächst. Da nun jedenfalls das glatte Sporangium die ursprüngliche Form ist, so können wir auch sagen: in dem gegebenen Momente verwandelt sich das glatte Sporangium in ein Stachelsporangium und geht damit in einen Dauerzustand über. Natürlich wäre es ein unbedachtes Verlangen, ein fertiges, glattes Sporangium nachträglich Stacheln bilden zu sehen. Die Entwicklungsgeschichte der letzteren hat uns belehrt, dass dieselben von aussen auf die ursprünglich glatte Membran niedergeschlagen werden, ein Vorgang, der an fertigen, glatten Sporangien nicht eintreten kann, da die nöthigen Materialien in dem vollständig leeren Saprolegniaschlauche fehlen. Sobald die durch die Wand-

bildung ausgeschlossenen Stoffe aufgebracht sind, kann ein glattes Sporangium sich niemals mehr in ein bestacheltes verwandeln. Treten jetzt diejenigen Bedingungen ein, welche die Stachelbildung veranlasst haben würden, so nimmt oft das glatte Sporangium bräunliche Färbung an und wird zu einem Dauerzustand ohne Stacheln, wie ich schon früher beschrieben habe.

Jetzt gilt es noch, den Bedingungen nachzuspüren, welche die Bildung der Stachelsporangien veranlassen. Unabhängig von äusseren Umständen scheint zunächst von September an, also mit dem Eintritte der ungünstigen Jahreszeit, die Bildung von Stachelkugeln leichter zu erfolgen, als im Sommer. Wir haben hier entschieden eine ererbte Eigenschaft der Olpidiopsis vor uns, vermöge welcher sie mit dem Beginne des Winters reichlich Dauerzustände bildet, welche gegen die Ungunst des Winters geschützt, keimungsfähig denselben überdauern. Ausser dieser inneren Veranlassung bewirken auch äussere Verhältnisse die Bildung der Stachelkugeln. Hier ist in erster Linie zu nennen die Beeinträchtigung der üppigen Vegetation durch unreines Wasser, dessen Sauerstoffgehalt (?) durch längere Vegetation der Saprolegnia aufgebraucht ist. Ferner bewirken Bacterien, Infusorien und am Substrat eintretende Zersetzungserscheinungen ebenfalls eine Umwandlung von glatten Sporangien in bestachelte Dauerzustände. Auch mangelhafte Ernährung der Wirthspflanze und damit im Zusammenhang stehende geringe Zufuhr von Baustoffen kann eine Stachelsporangienbildung herbeiführen. Unter den letzten Einflüssen bleiben allerdings vorwiegend die jungen Sporangien klein und glatt, seltener tritt Bestachelung ein. Nach alledem unterliegt es keinem Zweifel, dass die Stachelsporangien der Olpidiopsis Dauerzustände repräsentiren, welche unter dem Einflusse ungünstiger Vegetationsbedingungen entstehen und bis zum Wiedereintritt günstigerer Verhältnisse lebensfähig bleiben, um dann durch Zoosporenbildung den Organismus zu neuer Vegetation zu führen.

Die Keimung der Stachelsporangien.

Die erste Notiz über die Keimung der Stachelkugeln habe ich in meiner Mittheilung gegeben und kann mich daher hier unter Hinweis auf dieselbe kurz fassen. Wie lange die Stachelkugeln ihre

Keimfähigkeit behalten, habe ich nicht ausprobirt. Schon vorübergehendes Austrocknen tödtet die Stachelkugeln, so dass dieselben nur im Wasser oder in sehr feuchter Umgebung lebensfähig bleiben. Die Stachelkugeln können direct nach ihrer Entstehung keimen und dann tritt jener Lebenscyclus der O. Saprolegniae ein, den ich im Winter 1879/80 beobachtete und beschrieb. Die Stachelkugeln bilden bei der Keimung Zoosporen, welche durch einen mehr oder minder langen Hals in das umgebende Wasser austreten (Fig. 5 Taf. I). Die Einzelheiten der Sporenbildung und Entleerung spielen sich hier ebenso ab, wie bei den glatten Sporangien, so dass auf die Beschreibung der genannten Vorgänge bei diesen verwiesen werden soll. Aus den Sporen entstehen nun stachellose Sporangien und zwar aus je einer Spore ein einziges. Sobald bei O. Saprolegniae die Stachelkugeln in den Entwicklungscyclus eingetreten sind, verschwinden sie im Winter, auch unter den günstigsten Bedingungen, nicht wieder daraus. Dann wechseln Stachelkugeln mit glatten Sporangien meist regelmässig ab, indem aus den Zoosporen der letzteren Stachelkugeln und aus den Schwärmern dieser wiederum stachellose Sporangien hervorgehen.

In allen Punkten stimmt mit dem beschriebenen Verhalten von O. Saprolegniae O. fusiformis überein.

Zur Systematik.

Aus der vorstehenden Entwicklungsgeschichte der Olpidiopsis geht unzweifelhaft hervor, dass eine „cellule adjacente" hier nicht existirt, weshalb diese aus der Cornu'schen Gattungsdiagnose wegfallen muss. Die mit O. fusiformis gemeinschaftlich vorkommenden Stachelkugeln mit leerer Anhangszelle gehören nicht in den Entwicklungkreis der O., sondern zu einem neuen, bisher unbekannten Organismus, dessen nähere Organisation späteren Untersuchungen sich erschliessen wird. Cornu zählt in seiner Monographie 5 Arten auf:

1. Olpidiopsis Saprolegniae,
2. Olp. Index,
3. Olp. incrassata,
4. Olp. fusiformis,
5. Olp. Aphanomycis.

Wir hatten Gelegenheit, nur die beiden Formen O. Saprolegniae und O. fusiformis näher zu studiren und acceptiren hier ihre specifische Trennung. Die Species O. incrassata und O. Index müssen einstweilen mit Fragezeichen in die Gattung aufgenommen werden, da zu erwarten steht, dass spätere Untersuchungen ihre Berechtigung abweisen werden. Für O. Index bleibt eine früher von mir ausgesprochene Vermuthung noch bestehen, obgleich ich nicht im Stande bin, neues zu deren Unterstützung beizubringen.

Die Species O. Aphanomycis scheint mir, auch ohne dass es gelungen wäre, sie zu beobachten, als durchaus berechtigt, da ja eine Haupteigenthümlichkeit unserer Gattung und der ganzen Gruppe in dem strengen Gebundensein an specifische Wirthspflanzen besteht. So wurden vergebliche Versuche angestellt, die O. Saprolegniae auf Achlya, Aphanomyces und Pythium zu übertragen, ebenso wie umgekehrt die O. fusiformis ausschliesslich Achlya befällt. Meine früher ausgesprochene Vermuthung, dass eine streng an Achlya gebundene Species der Olpidiopsis existiren könnte, hat sich somit bestätigt. Wir können jetzt als Nährpflanzen der Gattung aufstellen:

Saprolegnia — O. Saprolegniae.
Achlya — O. fusiformis.
Aphanomyces — O. Aphanomycis.

Uebrigens scheint Olpidiopsis viel artenreicher zu sein, als nach den bisherigen Erfahrungen anzunehmen ist. So werden voraussichtlich die bekannten Parasiten der Desmidien zum Theil in unsere Gattung gehören, besonders die von Reinsch abgebildete Form I.[1]), welche in Cosmarien sich vorfindet. Ich selbst habe bisher nicht Gelegenheit gehabt, die Parasiten der Desmidien zu beobachten. Die Diagnose der Gattung und die Beschreibung ihrer Arten soll am Ende des speciellen Theiles folgen, nachdem die morphologischen Verhältnisse der drei Gattungen Olpidiopsis, Rozella und Woronina gemeinschaftlich besprochen worden sind.

1) Pringsheims Jahrb. XI. Bd. p. 300, Taf. XVII. Fig. 11 u. 12.

IV. Die Gattung Rozella.

Die beiden Formen, welche mir zu Gebote standen, sind die Rozella septigena Cornu[1]) und eine bisher unbekannte Form, welche Rozella simulans heissen mag[2]).

Die beiden Arten stimmen in der Erscheinungsweise ihrer Sporangien durchaus überein, indem dieselben zu mehreren dicht hinter einander in einem nicht deformirten Saprolegnieenfaden sich entwickeln. Die Sporangienwand liegt untrennbar der Wand des Saprolegniaschlauches an, wodurch ein von Rozella befallener Faden das Aussehen bekommt, als ob er eine Theilung durch Querscheidewände, wie bei der Gemmenbildung, erfahren hätte. Bei Rozella septigena sind sodann in oogonienartig angeschwollenen, zuweilen asterophoraartigen, Seitenästchen Stachelkugeln bekannt, welche als Dauersporangien fungiren. Bei Rozella simulans habe ich diese Bildungen nicht auffinden können. Die nachstehende Entwicklungsgeschichte bezieht sich auf Rozella septigena Cornu, welche ein ausschliesslicher Saprolegniaparasit ist.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die Entstehung von Zellen im Pflanzenreiche entdeckte Nägeli auch die Rozella septigena[3]). Er glaubt in ihr dieselben Bildungen wie bei Olpidiopsis vor sich zu haben, nur mit dem Unterschied, dass hier die Wand des Sporanginms mit der Wand der Saprolegniee verwachsen sei.

Als durchaus verschieden von Olpidiopsis behandelte Pringsheim[4]) unsere Rozella und stellt sie als Antheridienform zu Saprolegnia dioïca Pringsh. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von ihm liegen nur fragmentarisch vor, ebenso wie auch Cornu[5]) keine wesentlichen Ergänzungen der Pringsheim'schen Darstellungen geben konnte. Er entdeckte die Stachelkugeln, machte auf ihr eigenthümliches Vorkommen aufmerksam und lieferte eine abgerissene

1) Herr Professor de Bary hatte die Güte, mich wiederholt durch Zusendung dieser Form zu unterstützen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

2) Näheres über die Systematik der Rozella am Schluss des IV. Abschnittes.

3) Zeitschrift f. wissensch. Botanik III. Heft.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. II.

5) l. c. p. 163—176.

Entwicklungsgeschichte derselben. Das Eindringen der Schwärmsporen in die Saprolegnia und der Zusammenhang mit der einzelnen Spore blieb ungelöst.

Aus den Schwärmern der Rozellasporangien entwickeln sich nun entweder eben solche Sporangien oder neben diesen auch Dauersporen oder die letzteren allein.

Nur gewöhnliche Sporangien scheinen sich zu entwickeln, wenn wenig Sporen eingedrungen sind und ihnen eine reichliche Menge von Material zu Gebote steht, also in kräftig wachsenden, jungen Saprolegniaschläuchen. Dauersporen allein habe ich nur einmal hervorgehen sehen, als eine grosse Zahl von Sporen in eine Gemme sich entleert hatte. Hier scheint also die ausbleibende Zufuhr von neuem Nährmaterial die Veranlassung dazu gewesen zu sein — ausser der grossen Zahl der eingedrungenen Sporen. Wenn nur wenige (1—4) Sporen in die Gemme eindringen, so entstehen gewöhnliche Sporangien. Dauersporen und Reihensporangien gehen für gewöhnlich gemeinsam an demselben Schlauche aus den eingedrungenen Rozellaschwärmern hervor. Die Reihensporangien nehmen dann den Scheitel, die Dauersporen den basalen Theil des befallenen Schlauches ein.

Bei Olpidiopsis hatten wir gesehen, dass aus je einer Spore ein Sporangium, eine Stackelkugel hervorging und wir wollen jetzt ebenfalls die Frage lösen: was wird aus **einer** Spore?

Die eingedrungene Spore giebt sehr bald ihre Individualität auf und wenn auch die directe Beobachtung uns keine weiteren Aufschlüsse geben kann, so werden wir durch die Entwicklungsgeschichte dazu geführt, eine innige Vermengung des parasitischen Protoplasmas mit demjenigen des Wirthes anzunehmen. Während bei Olpidiopsis die wachsende Spore als Anziehungscentrum die Protoplasmatheilchen der Saprolegnia an sich riss, verschwindet in dem Entwicklungsgange der Rozella die Spore als Individuum vollständig.

Welches ist nun der Zusammenhang der gebildeten Sporangienzahl mit der Zahl der eingedrungenen Sporen? Eine solche Relation wie bei Olpidiopsis existirt hier nicht. Vielmehr hängt die Zahl der aus einer eingedrungenen Spore hervorgehenden Sporangien einmal ab von der Ernährungszufuhr und zweitens von der Saprolegnia selbst. Reichlichere Zufuhr von plastischen Stoffen wird

immer von neuem Saprolegniaprotoplasma herbeischaffen und somit neues Material zur Umwandlung in parasitisches Plasma liefern. Je eher der Zustrom von Protoplasma aufhört, um so eher tritt auch das Ende der umwandelnden Thätigkeit der Rozella ein, um so kleiner fällt die Menge von Protoplasma aus, welche der Parasit produciren konnte.

Von der Saprolegnia hängt die Zahl der gebildeten Sporangien insofern ab, als die Querwände durch die Saprolegnia erzeugt werden. In der Septirung des Fadens haben wir gewissermassen die Reaction der Saprolegnia gegen den Eindringling vor uns.

Für die Zugehörigkeit der Querwände zu Saprolegnia spricht erstens ihr zeitiges Auftreten und zweitens die Querwandbildung bei den die Dauersporen enthaltenden „falschen Oogonien". Das zeitige Auftreten, vor allen Dingen aber ihr Auftreten vor der Wandbildung des Sporangiums kann gar nicht anders gedeutet werden. Wie sollte erst die Querwand des Sporangiums entstehen und dann auf einem viel späteren Stadium die Längswand eingeschaltet werden? Diese Entstehungsweise widerspräche nicht nur allen bisherigen Erfahrungen über Zellwandbildung, sondern sie stände auch mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen im grellsten Widerspruch, wie wir noch sehen werden.

Nach meiner Auffassung würde demnach jedes Septum aus drei Membranen bestehen, sobald als die einzelnen Sporangien ihre Cellulosewände ausgeschieden haben. Die mittelste Lamelle gehörte dann der Saprolegnia an, die beiden äussersten je zwei benachbarten Sporangien. Die mittelste Lamelle erleidet jedenfalls später Umsetzungen, durch welche sie auf ein minimum reducirt wird. Uebrigens gelingt es durch Maceration mit Schultze'scher Mischung ziemlich leicht Bilder zu erhalten, welche allen Zweifel darüber beseitigen Fig. 23 b Taf. III), dass die Septa dreifache Wände sind.

Die Querwandbildung erfolgt natürlich unter dem Einflusse des Parasiten, aber keinesfalls liefert derselbe die Baustoffe dazu. Diese gehören dem noch unverwandelten Protoplasma der Saprolegnia selbst an.

In je kürzeren Zwischenräumen nun die Saprolegnia unter der Einwirkung der Rozella Querwände bildet, eine um so grössere Zahl von Sporangien wird schliesslich den Saprolegniaschlauch erfüllen.

Von der kürzeren oder langsameren Aufeinanderfolge der Querwände hängt die Länge der gebildeten Fächer ab, und in der That treffen wir hier oft genug grosse Längendifferenzen in den Sporangien eines und desselben Fadens an. Im Durchschnitt allerdings variirt die Länge der Sporangien nur wenig, so dass wir zugeben müssen, dass für die Zahl der in einem Schlauche entstehenden Sporangien nur in zweiter Linie die Querwandbildung der Saprolegnia massgebend ist, und dass zunächst deren Anzahl von der Ausgiebigkeit des Zustromes von Saprolegniaprotoplasma abhängt.

Nach alledem müssen wir die oben aufgeworfene Frage dahin beantworten, dass eine einzige eingedrungene Spore eine ganze Reihe von Sporangien bilden kann, so dass eine einzige Spore genügt, um den Faden seiner ganzen Länge nach in Sporangien umzugestalten. Dringen mehrere Sporen ein, so werden sie natürlich unabhängig von einander ihre Thätigkeit beginnen, eine Sporenverschmelzung aber wird nicht eintreten.

So sah ich, um einige Beispiele anzuführen, hervorgehen aus:

Sporenzahl	Sporangienzahl
1	5, 2, 14, 7
2	8
4	21

Die Thatsache, dass aus einer Spore eine Vielzahl von Sporangien hervorgeht, wird uns noch vielfach beschäftigen, wenn wir die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Gattungen Olpidiopsis, Rozella und Woronina näher beleuchten werden. Hier genügt die Feststellung dieses Verhaltens.

Die Entwicklung der Sporangien.

Das Protoplasma des befallenen Schlauches wandert nach dem Scheitel, theils unterwegs, theils erst hier eine Umwandlung in Rozellamaterial erfahrend. Der Zustrom von Protoplasma verursacht in der sich dicht füllenden Schlauchspitze eine mehr oder minder starke, selten keulige Anschwellung (Fig. 20a). So füllt sich nach und nach oft der ganze Schlauch mit dichtem, dunkelgefärbtem In-

halte an, man vermeint ein grosses Saprolegniasporangium entstehen zu sehen. Für das Auftreten der Querwände lassen sich zwei extreme Fälle constatiren. Einmal treten die Querwände nach beendetem Zustrom innerhalb der Ansammlung in gleichen Abständen fast simultan, aber doch noch in basipetaler Reihenfolge auf. Im anderen Falle wird der Zustrom von Protoplasma unterbrochen, hinter der den Scheitel erfüllenden Ansammlung tritt eine Querwand auf; neues Protoplasma sammelt sich hinter derselben und wird ebenfalls durch eine Querwand von dem Faden abgegrenzt. Dieser Modus wiederholt sich so lange, bis alles Material scheitelwärts gewandert ist (Fig. 20c—20e). Entsprechend dem verschiedenen Auftreten der Scheidewände modificirt sich auch die Entwicklung der Reihensporangien insofern, als gemäss der zuerst geschilderten Septirungsweise alle Sporangien desselben Fadens gleich alt sind und auch in ihrer weiteren Entwicklungsweise gleichen Schritt halten. Im anderen Falle ist das scheitelständige Sporangium das älteste, die folgenden werden immer jünger, je weiter man sich vom Scheitel entfernt. Auch die späteren Entwicklungsstadien lassen eine Altersabnahme nach der Basis zu erkennen. Am Scheitel des Schlauches findet man die vorgerücktesten, basalwärts immer jüngere Sporangienanlagen.

Die beiden Entstehungsarten der Scheidewände kommen gleich häufig vor und sind durch mancherlei Uebergänge verbunden. Damit im Zusammenhang steht die Erscheinung, dass schon die Betrachtung einer reifen Rozellacultur nicht den Eindruck einer strict basipetalen Entwicklungsfolge hinterlässt, den man bei Woronina bekommt.

Das Einströmen des Protoplasmas beginnt 12—24 Stunden nach dem Eindringen der Sporen, die Schlauchanschwellungen machen sich 12 Stunden später bemerkbar. Sobald die Einwanderung des Protoplasma in den Scheitel erfolgt ist, geht die weitere Entwicklung schneller von statten. Im Falle, dass die Querwände erst nach beendeter Ansammlung des Protoplasmas simultan entstehen, so folgen dieselben 6 Stunden nach dem Aufhören des Scheitelstromes. Im anderen Falle treten natürlich entsprechend den Zuströmungspausen die Querwände in verschieden grossen Intervallen auf. Als Beispiel diene der abgebildete Fall: Beginn der Anschwellung am 29. Septbr.

früh 7 Uhr, erste Wand $^1/_4$4 Uhr Nachm., zweite Wand $^1/_4$12 Uhr Nachts; die weiteren 6 Wände entstanden im Verlaufe der Nacht.

Wir können also für die Grenzen der Zeitdauer, welche zwischen der Infection und der Abgrenzung der Fächer verstreicht, im minimum 24, im maximum 48 Stunden annehmen.

Auf den weiteren Entwicklungsgang hat die zeitigere oder spätere Abgrenzung des Sporangienfaches keine Einwirkung. Das Sporangium durchläuft die folgenden Stadien in verhältnissmässig viel kürzerer Zeit, und meist 36 Stunden nach der Fächerung beginnt die Sporenentleerung.

Das eben abgegrenzte nackte Rozellaprotoplasma, welches die einzelnen Fächer des Fadens ausfüllt, ist meist dunkel gefärbt und von dichter Structur, wie bei den Sporangienanfängen der Saprolegnia.

Die weiteren Abschnitte, welche wir unterscheiden können, sind:

1. Verfärbung des Inhaltes (Fig. 20f).
2. Centripetale Umwandlung (Fig. 20f) in feinkörnigem Protoplasma mit Erhaltung kleiner Körnchenansammlungen im Mittelpunkte.
3. Wand- und Papillenbildung (Fig. 23a).
4. Schaumig-vacuoliges Stadium der Reife (Fig. 19a).

Der Inhalt beginnt 6 Stunden nach seiner Einschliessung in das Fach die dunkelbraune Färbung zu verlieren, er wird blass und hellfarbig, wie gewöhnliches Saprolegniaprotoplasma. Nach weiteren 6 Stunden gewährt bei schwacher Vergrösserung das Sporangium ein sonderbares Bild. Der Inhalt scheint sich sehr vermindert zu haben und von der Wand zurückgewichen zu sein. Stärkere Vergrösserung belehrt uns, dass die centripetale Umwandlung in feinkörniges Protoplasma begonnen hat (Fig. 20f Taf. III). Die der Saprolegniawand angrenzenden Partieen werden äusserst feinkörnig, fast homogen und ziehen sich ein wenig von der Wand zurück. Alle körnigen Gemengtheile des Protoplasmas sammeln sich einzeln oder zu kleinen Gruppen vereinigt, in der Mittelpartie des Sporangiums an. Bei schwacher Vergrösserung scheinen sie der einzige Inhalt des Faches zu sein.

Gleichzeitig mit der geschilderten Veränderung erfolgt am ganzen Umfange der bisher nackten Protoplasmamasse die Ausscheidung einer

Cellulosemembran, welche untrennbar der Saprolegniawand sich anschmiegt. Die näheren Einzelheiten dieser Wandbildung entziehen sich durchaus der Beobachtung und nur die Bildung der Papille bestätigt das Auftreten der Sporangienwand.

Diejenigen Stellen, an denen später die Oeffnung der Sporangien erfolgen soll[1]), werden bei der Wandbildung mit angelegt. Es tritt an diese Stelle ein linsenförmiges Stück starkglänzender Substanz, welche in die Continuität der Sporangienmembran aufgenommen wird (Fig. 23a Taf. III). Diese Substanz quillt im weiteren Verlauf stark auf, verursacht einmal die Hervorwölbung der Saprolegniawand zur Papille und bildet ausserdem das unter derselben liegende, gequollene Stück der Sporangiummembran. Die Substanz verliert dabei ihren Lichtglanz und ihre Dichtigkeit. Die Papille besteht also aus der hervorgewölbten Saprolegniawand, der Quellsubstanz, der gequollenen Membran des Rozellasporangiums[2]) (Fig. 19a). Die Vacuolen, welche nun bald im Innern des Sporangiums entstehen, nehmen die Körnchen in sich auf und dadurch wird das Protoplasma immer feinkörniger und homogener. Die Körnchen selbst wimmeln in der Vacuolenflüssigkeit lebhaft umher, während die Umrisse der Vacuolen grösser werden undbald anfangen, sich in steter Aenderung zu modeln, so dass die Bilder oft ändern. Der Inhalt wird äusserst feinkörnig und stark glänzend. Jetzt hat das Sporangium sein Reifestadium erreicht, die Entleerung kann nunmehr beginnen.

Die Entleerung der Sporangien.

Die Bildung der Sporen im Sporangium und ihr Austritt aus demselben werden sowohl von Pringsheim als auch von Cornu nicht ganz zutreffend beschrieben. Beide stimmen in ihren Angaben überein, welche sich auf den simultanen Zerfall des Inhaltes in Sporenportionen und die Entleerung der Schwärmer durch die geöffnete

1) Das im Scheitel eines befallenen Schlauches liegende Sporangium treibt durchaus nicht immer, wie Pringsheim (l. c. p. 207–210) will, an seiner Spitze die Entleerungspapille. Auch hier lässt sich wie bei den anderen Sporangien ebenfalls, kein bestimmter Ort der Papillenbildung angeben, obgleich allerdings sehr oft die Papille am Scheitel entsteht.

2) Weiteres conf. die Entleerung.

Papille beschränken. Wir haben gesehen, dass die letztere schon lange Zeit vor dem Eintritte des vacuoligen Zustandes gebildet wird, erst von diesem aus aber kann die Sporendifferenzirung ihren Anfang nehmen.

Schickt sich das Sporangium zur Sporenbildung an, so beginnt zunächst ein träges und nur durch die in grösseren Zwischenräumen veränderten Bilder wahrnehmbares Wechseln der Vacuolen. Kleinere fliessen zu grösseren zusammen oder auch umgekehrt entstehen neue kleine Vacuolen. Gleichzeitig treten in die Vacuolenflüssigkeit Körnchen starken Glanzes über und beginnen hier ein lebhaftes Wimmeln. Die aus dem dichter werdenden Inhalte ausgeschiedenen Partikelchen werden zahlreicher, die Zahl der Vacuolen wird geringer, die Grösse der wenigen bleibenden dagegen nimmt stetig zu (Fig. 19a Taf. II). Endlich nach 3—4 Stunden sind alle Vacuolen zu einer grossen centralen zusammengeflossen, welche den weitaus grössten Theil des Sporangiums ausfüllt. Der dicht gewordene Inhalt bildet um die Wand einen Beleg von ungleicher Dicke, indem die an den Querwänden lagernde Protoplasmaschicht oft die doppelte Dicke der an den Längswänden befindlichen erreicht. In dem Protoplasma treten neben einer unbestimmten Anzahl grösserer lichtbrechender Klumpen in regelmässigen Abständen ziemlich dicht vertheilte lichtbrechende Körnchen hervor. Sonst ist der Inhalt sehr homogen, blass und äusserst feinkörnig. Im Innern der grossen Vacuole hat sich durch das Zusammenfliessen der kleinen Flüssigkeitsräume natürlich auch eine bedeutende Menge der ausgeschiedenen Substanz, theils in einzelnen Körnchen, theils in zusammengeballten Massen angesammelt. Die Brown'schen Bewegungen dauern fort (Fig. 19b Taf. II).

Dieser Zustand geht bei allen Sporangien der Sporenbildung direct voraus; manchmal verweilen dieselben stundenlang in diesem. Plötzlich zerfällt nun in einem gegebenen Momente das Protoplasma in eine Menge rund umschriebener Portionen, die zukünftigen Zoosporen, die Vacuole verschwindet, die Vacuolenflüssigkeit erfüllt das Sporangium und nimmt die jungen Sporen in sich auf. Dieselben erfüllen fast das ganze Sporangium, in der Mitte desselben die in der Vacuole suspendirten Ausscheidungen zusammendrängend (Fig. 19c Taf. II). Die Schwärmer machen noch keine sichtbaren

Bewegungen, welche erst $^1/_4$ Stunde nach der Sporendifferenzirung beginnen.

Gleichzeitig mit dem Beginn der Bewegung schwillt die Papille auf, platzt und die Reste lagern sich in lockigen Flocken zu beiden Seiten der nunmehr geöffneten Saprolegniamembran (Fig. 19d). Unterhalb dieser Oeffnung liegt die stark gequollene, aber noch ziemlich feste Membran des Rozellasporangiums. Nach 3 Minuten wird die noch immer schwache Bewegung als Drängen und Schieben bemerkbar und schon nach weiteren 4 Minuten wimmeln die Sporen in charakteristischer Weise durcheinander. Unter denselben werden auch die unverbrauchten Körnchen und Klumpen hin- und hergeworfen.

Eine viertel Stunde nach dem Platzen der Papille quillt die vor der Mündung liegende Rozellamembran auf und die Entleerung beginnt. Zunächst tritt unverbrauchtes Protoplasma strahlenförmig durch die gequollene Gallerte hervor, und bald drängt sich die erste Spore nach. Im Anfang bleiben die Sporen oft an der Gallerte hängen und sitzen vor der Mündung, die hinteren Cilien ausstrahlend (Fig. 19e Taf. II). Bald löst sich mit dem Schleim der Sporenklumpen los, so dass nun die Sporen unbehindert einzeln durch die Oeffnung hervortreten (Fig. 19f). Die letzten im Sporangium verbleibenden Sporen gelangen durch ihre eigene Cilienbewegung bis in die Mündung, kehren aber wieder um und durchirren von neuem das Sporangium, gleichsam nach dem Auswege suchend, dem sie vorhin schon so nahe waren. Endlich gelingt es ihnen, auch ohne Umkehr durch die Oeffnung in das Wasser zu gelangen. Schon nach einer viertel Stunde sind alle Sporen entwichen.

Eine Menge der unverbrauchten Fettkugeln und glänzenden Körnchen bleibt zurück, theils hier sich zersetzend, theils durch die Oeffnung infolge der Brown'schen Bewegung austretend. Schon bei der Entleerung der Sporen wurden fortwährend solche Körnchen passiv mit herausgeschleudert, die Hauptmasse bleibt bis zur gänzlichen Entleerung der Sporen im Sporangium zurück (Fig. 19d Tafel II).

In dem beschriebenen günstigsten Falle dauert sonach die Entleerung der Sporen, von ihrer Differenzirung an gerechnet, $^3/_4$ Stunden;

auch noch kürzere Zeit wurde beobachtet. Bei Rozella vermissen wir diese günstige Entleerung zuweilen, und wir können in vielen Fällen dasselbe Sporangium 24 Stunden lang beobachten, ohne dass die Entleerung sichtbare Fortschritte machte. Das Wimmeln von auf solche Weise eingeschlossenen Sporen wurde bereits von Cornu[1]) beobachtet; ich habe noch nach 36 Stunden die Bewegung fortdauern sehen, ohne dass schliesslich eine Oeffnung erfolgte. Die Sporen gehen im Innern zu Grunde.

In diesen ungünstigen Fällen scheint es, als ob niemals eine Oeffnung des Sporangiums erfolgt sei. Die Sache verhält sich aber anders. Anfangs öffnet sich jedes Sporangium in normaler Weise, aber durch die quellenden Schleimmassen, welche die Oeffnung erfüllen, wird die Mündung verstopft und vergeblich versuchen jetzt die Schwärmer durch den Gallertpropf hindurchzudringen. Derselbe kann nach Verlauf einiger Zeit wieder aus der Mündung entfernt werden und die wimmelnden Sporen treten dann noch unbeschadet ihrer Infectionsfähigkeit ins Freie. In einigen Fällen bleibt allerdings die oben geschilderte Wiederöffnung aus, die Sporen gehen im Sporangium zu Grunde.

Die Entwicklung der Dauersporen.

Cornu's Angaben über die Stachelkugeln oder Dauersporen der Rozella beziehen sich auf ihr Vorkommen in oogonienartig angeschwollenen, meist nicht durch eine Wand abgegrenzten Auswüchsen, „falschen Oogonien" der Saprolegnia an der Basis der Reihensporangien tragenden Schläuche. Aussersdem giebt Cornu einige Notizen über die Entwicklungsgeschichte, welche er mit Bildern junger Dauersporen von Rozella Rhipidii[2]) belegt. Für unsere R. septigena constatirt er die Entstehung der Dauerspore in einer später verschwindenden Areole und die Bildung der Stacheln in derselben[3]). Wir konnten die Cornu'schen Angaben bestätigen, suchten aber durch das eingehendere Studium des gesammten Entwicklungs-

1) l. c. p. 166.
2) l. c. Taf. V. Fig. 6—9.
3) l. c. p. 175 und Taf. VI. Fig. 16 u. 17.

ganges die von Cornu gelassenen Lücken auszufüllen. Die wichtigste Frage, welche uns hier zunächst begegnet, ist die nach einem etwa vorhandenen Geschlechtsacte, dem die Dauerspore ihre Entstehung verdankt. Ein solcher liegt nicht vor, die Dauersporen entstehen wie die gewöhnlichen Sporangien auf ungeschlechtlichem Wege aus den Sporen der ersteren.

Bereits am Eingange unserer Betrachtung über Rozella wurde darauf hingewiesen, dass vorwiegend Dauersporen gebildet werden, wenn viel Rozellasporen in demselben Schlauch eindringen oder wenn wenig Nährmaterial vorhanden ist. Ob diese Umstände wirklich ursächlich mit der Dauersporenbildung zusammenhängen, konnte nicht entschieden werden. Ein bestehender Causalnexus ist aber nicht unwahrscheinlich.

Wie verhält sich nun die Stachelkugel zur eingedrungenen Spore? Die Sache liegt hier ebenso wie bei den Reihensporangien. Die einzelne, eingedrungene Spore oder die Mehrzahl der eingedrungenen Sporen erzeugen ein den Schlauch dicht erfüllendes Plasmodium, indem sie das Saprolegniaprotoplasma in parasitisches umwandeln. Gelegentlich gelingt es, auch Dauersporen in seitlichen Auswüchsen entstehen zu sehen, welche dem oberen Theile des Fadens entspringen und somit direct an gewöhnliche Sporangien angrenzen[1]) (Fig. 25 Taf. III). Es ergiebt sich somit ohne weiteres, dass das zur Bildung einer Dauerspore verwendete Protoplasma homolog ist demjenigen, welches ein gewöhnliches Sporangium erzeugt. Die Bildung des Plasmodiums aus mehreren Sporen kann nicht als Geschlechtsact aufgefasst werden.

In den Fliegenculturen gestaltet die Sache sich folgendermassen. Die anfangs eindringenden Sporen werden zu Reihensporangien und erst die später eindringenden finden in dem schon stark aufgezehrten Schlauche wenig zuströmende Nährstoffe vor, weshalb sie sich zu Dauersporen entwickeln. Mehrfache Versuche auch in Hängetropfenculturen aus den später eindringenden Schwärmern Dauersporen zu erziehen, scheiterten daran, dass die Larven nach der Entwicklung einer Rozellageneration aller weiteren Nährmaterialien entbehren.

1) Conf. die Abbildung auf Taf. VI. Fig. 17 bei Cornu l. c.

Die kugelige Anschwellung, das junge „falsche Oogonium", ist zunächst dicht gefüllt mit feinkörnigem dunkelgefärbtem Protoplasma und unterscheidet sich eben nur durch ihre Form, nicht aber durch die Beschaffenheit des Inhalts von einer gewöhnlichen Rozellasporangienanlage (Fig. 27a Taf. III). Eine Wandabgrenzung findet in allen Fällen statt, so dass also analog den Oogonien der Saprolegnia ein kugeliger Raum abgegrenzt wird, in welchem die Bildung der Dauerspore erfolgt. Soweit gelangt die Cultur in 18 Stunden. Bald lichtet sich nun im Centrum die Protoplasmamasse ein wenig, während an der Wand der Anschwellung der dichteste Theil liegt. Diese Anordnung währt nicht lange und macht der entgegengesetzten Platz. Zusammenballung des Inhalts zu einer nackten, von rauhen Umrissen umgebenen, centralen Protoplasmakugel und einem dünnen um die Wand des falschen Oogoniums kreisenden Wandbelege (Fig. 27b Taf. III). Von letzterem aus gehen Stränge und Strömchen nach der Zusammenballung, in deren Mitte eine Fettkugel sichtbar wird, welche stetig an Grösse zunimmt. Später treten meist noch einige, 2—3, solcher Fettkugeln auf, welche schliesslich in der reifen Dauerspore zu einer einzigen grossen zusammenfliessen [1]).

Der centrale Protoplasmaklumpen rundet sich mehr und mehr ab und umgiebt sich 8 Stunden nach seiner Differenzirung mit einer glatten Membran (Fig. 27c Taf. III). Ein Strom starklichtbrechender Körnchen fliesst an der Wand der Kugelanschwellung hin, und ein ebensolcher umkreist die junge, noch glatte Stachelkugel. Beide Ströme stehen durch dünne Anastomosen in Verbindung. Verschiedene Einstellung des Mikroskopes belehrt uns, dass die jugendliche Dauerspore in eine Hohlkugel von strömendem Protoplasma eingeschlossen ist, in welcher sie, wie in einer Matrize (Cornu's Areole) ihre weitere Ausbilbildung erfährt [2]).

Die Kugel wird durch die strömende Bewegung des sie umschliessenden Protoplasmamantels in rotirende, langsame Bewegung versetzt. Die Strömungsrichtung setzt oft und in kurzen Zwischen-

1) Die chemischen Reactionen mit Schwefelkohlenstoff, Chlorophorm, Benzol, kaltem und siedendem Alkohol, sowie mit Kali zeigen, dass die Fettkugeln in den Dauersporen der Rozella zu den vielfach verbreiteten fetten Oelen gehören, welche z. B. auch in den Oosporen der Saprolegnieen die Reservenährstoffe darstellen.

2) Conf. Cornu.

räumen in die entgegengesetzte um: dementsprechend wechselt auch die Drehung der Kugel ihre Richtung. Eine volle Umdrehung in demselben Sinne wird wohl selten erreicht, so dass die passiven Bewegungen der Kugel einem Schaukeln und Undiliren ähnlicher sind als einer Rotation. Das Protoplasma der jungen Dauerspore hat noch keine dunklere Färbung angenommen, besitzt vielmehr dasselbe blasse Aussehen wie der Inhalt gewöhnlicher Reihensporangien. Der Wandbeleg wird immer schmächtiger und dünner, dagegen dauert der Kreisstrom in unverminderter Lebhaftigkeit fort. Ungefähr 12 Stunden nach der Membranausscheidung fängt das Protoplasma der Spore an, sich braun zu färben und erlangt in kurzer Zeit die definitive, rehbraune Färbung. 15 Stunden nach der Wandbildung beginnt die Anlage der Stachelmembran (Fig. 27 c). Die Stacheln entstehen in der Protoplasmaumhüllung als glänzende Punkte, welche in gleichen Abständen sich am Umfange der Dauerspore ansetzen. Die Stacheln sind also nicht Auswüchse der glatten Cellulosemembran, sondern sie werden von der Matrize ausgeschieden und mit ihnen zugleich eine zweite, äussere Membran, welche an den reifen Sporen die Trägerin des Stachelbesatzes ist. Die weiteren Veränderungen, welche nun noch an der Dauerspore vor sich gehen, beschränken sich auf die Vergrösserung der Stacheln, die Verdickung der äusseren Membran, das Zusammenfliessen der kleineren Fettkugeln zu einer einzigen grossen und auf das Verschwinden des Wandbeleges. Die protoplasmatische Matrize stellt nach der Niederschlagung der Stachelmembran ihre Strömungen ein und verschwindet schliesslich vollständig. Sie wird entweder zur Vergrösserung der Stacheln benutzt oder zersetzt sich als unverbrauchtes Material unter Brown'schem Molecularwimmeln. Die Spore braucht zu ihrer definitiven Ausbildung ungefähr 3 Tage, eher noch eine etwas längere Zeit.

Die reife Spore[1]) hat einen Durchmesser von 0,02 mm, die Länge der Stacheln beträgt im Mittel 0,002 mm. Man unterscheidet an der Spore ein braungefärbtes Exosporium, welches, wie wir sahen, von aussen auf die erst mit einfacher Haut umgebene Spore niedergeschlagen wird und braune Stacheln derselben Entstehungsweise trägt (Fig. 27 g und 27 d Taf. XV) und die innere, farblose Haut, das Endo-

1) Conf. Cornu p. 175.

sporium, welches als Oberflächenausscheidung der ursprünglich nackten Dauerspore entsteht. Im Innern derselben liegt eine grosse Fettkugel, welche den grössten Theil des Innenraums einnimmt. Der übrige zwischen Wand und Fettkörper verbleibende Raum ist erfüllt mit braunem, dichten Protoplasma, in dem sich ausser äusserst feinen Körnchen, keine weiteren Differenzirungen unterscheiden lassen.

Die Keimung der Dauersporen.

Alle meine Bemühungen, bis zum Abschlusse des Manuscriptes die Keimung der Dauersporen zu beobachten, blieben erfolglos. Einige Andeutungen kann ich aber nach meinen bisherigen Erfahrungen doch geben. Die Dauersporen müssen, ehe sie keimen können, aus der umschliessenden Saprolegniamembran befreit werden. Vor der definitiven Keimung vergrössert sich die Spore und schwillt zu einem unregelmässig gestalteten Körper an, warhrscheinlich einem Sporangium[1]). Sporenbildung und Entleerung habe ich noch nicht beobachten können, wohl aber einige entleerte Häute. Ich hoffe bald auch über die Keimung der Dauersporen positive Resultate mittheilen zu können.

Zur Systematik.

Bei Rozella liess sich ebensowenig als bei Woronina eine geschlechtliche Fortpflanzung auffinden, wir haben vielmehr gesehen, dass die Stachelkugeln auch hier auf ungeschlechtlichem Wege entstehen. Die von Cornu aufgestellten Species zerfallen in zwei Gruppen, von denen die eine reihenweise hintereinanderliegende Sporangien besitzt, während bei der anderen die sporenbildenden Organe einzeln stehen. Die letztere Gruppe erzeugt ausserdem wie bei Olpidiopsis Fadenanschwellungen, in denen die einzelnen, wahrscheinlich je einer Spore entsprechenden Sporangien sich entwickeln. Die Septigenagruppe dagegen verursacht keine Deformationen des befallenen Fadens und wie wir sahen, geht hier aus einer Spore eine

1) Conf. Leitgeb, Completoria complens. Sitzungsber. d. kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien, I. Abth. 84. Bd. 1881.

Mehrzahl von Reihensporangien hervor. Nach alledem scheint schon jetzt eine Sonderung der Cornu'schen Gattung Rozella in zwei wohl charakterisirte Gattungen geboten Wir begnügen uns hier damit, das Genus Rozella in zwei Gruppen einzutheilen, welche wir als Sporangiumgruppe und Septigenagruppe unterscheiden. Die Sporangiumgruppe enthält die Cornu'schen Arten:

Rozella Monoblepharidis auf Monoblepharis polymorphae.

Rozella Rhipidii spinosi in den Sporangien von Rhipidiuum spinosum.

Rozella Apodyae brachynematis in den Sporangien von Apodya brachynema.

Wir lassen diese Arten gelten, da sie auf einer wichtigen Eigenthümlichkeit der ganzen Gruppe, auf der strengen Wahl des Wirthes, basiren.

Die Septigenagruppe umfasst bisher 2 Species. Die längst bekannte Rozella septigena, welche ausschliesslich auf Saprolegnia schmarotzt und vergeblich auf Achlya ausgesät wurde. Als neue Species stelle ich hierher einen specifischen Achlyaparasiten, die Rozella simulans n. spec., welche genau der Rozella septigena gleicht, und nur durch ihre Wirthspflanze von der ersteren unterschieden ist. Dauersporen konnte ich nur bei Rozella septigena beobachten, zweifle aber nicht, dass auch R. simulans solche Organe erzeugen kann.

Wir werden am Schlusse des speciellen Theils sehen, dass die Sporangiumgruppe in verwandtschaftlicher Beziehung Olpidiopsis am nächsten steht, während die Septigenagruppe intimere Anknüpfungspunkte an Woronina gewährt.

V. Die Gattung Woronina.

Woronina zeichnet sich aus durch Sorusbildung, wie Cornu[1]) treffend hervorhob. Der befallene Schlauch wird durch Querwände gefächert und in jedem Fach entwickelt sich ein Sporangiumsorus, bestehend aus einer mehr oder minder grossen Anzahl runder Spo-

1) l. c. p. 113

rangien mit einem Durchschnittsdurchmesser von 0,014 mm. Ausserdem bildet auch diese Gattung Dauerzustände.

Pringsheim beobachtete Woronina zuerst, gab für die älteren Stadien die wichtigeren entwicklungsgeschichtlichen Momente an und betrachtete dieselbe als Antheridienform seiner nebenastlosen Achlya dioica. Die Sporangien sollten als Spermatozoidenmutterzellen functioniren[1]), die Sorusfächer des Fadens die Antheridien sein. Wahrscheinlich hatte auch Archer[2]) denselben Parasiten in den Antheridien seiner Achlya cornuta vor sich.

Cornu liess in seiner Monographie auch die dritte Antheridienform Pringsheims als solche nicht gelten und stellte für sie seine Gattung Woronina auf. Den Parasitismus desselben erwies er allerdings nicht durch genauere Untersuchungen, aber bestätigte und erweiterte die Pringsheim'schen Angaben, entdeckte die Dauerzustände und erkannte die Verwandtschaft von Woronina mit Synchytrium.

Vor allen Dingen interessirt uns auch hier die Frage nach dem Zusammenhang der einzelnen eingedrungenen Spore mit den Sporangiensoris.

Aus den Sporen der Sorussporangien gehen wiederum Sori hervor und zwar im allgemeinen aus einer Spore ein Sporangiensorus.

Zur Ermittelung dieses Verhältnisses wurden ebenso wie bei Rozella zahlreiche und sehr schwierige Culturen angestellt, da eine correcte Lösung der bezüglichen Frage es nöthig machte, die Entwicklungsweise zu verfolgen, wenn eine einzige Spore, wenn zwei Sporen, wenn viele eingedrungen waren.

Bei reichlicher Zufuhr an Material entstehen so viel Sori, als Sporen ihren Inhalt in den Schlauch entleerten. Bei schwacher oder bald erschöpfter Vegetation der Saprolegnia werden meistens weniger Sporangiensori entstehen, als nach der Anzahl der eingedrungenen Sporen zu erwarten war[3]). Der umgekehrte Fall überzähliger Sorusbildung wurde niemals beobachtet.

---

1) l. c. p. 211.

2) Quaterly Journal of microscopical science, Vol. VIII., New Series 1867 p. 126.

3) Anmerkung. Auf Taf. II. Fig. 12 findet sich ein solcher Fall abgebildet. Der Schlauch war durch eine grosse Zahl Schwärmer inficirt worden (Fig. 12a),

Ehe wir zur Darstellung der Sornsentwicklung schreiten, gilt es noch zu entscheiden, ob die Fächerung des befallenen Schlauches durch den Parasiten selbst geschieht, oder ob vielleicht nur eine Wirkung desselben auf die Saprolegnia in der Scheidewandbildung sich kundgiebt.

Cornu betrachtet die Querwände als dem Parasiten angehörig, indem er annimmt, dass der ganze Sorns in einer der Woronina angehörigen Membran eingeschlossen ist, welche wie bei Rozella der Wand des Saprolegniaschlauches untrennbar anliegt.

In der That verhält sich aber die Sache ganz anders. Die Querwände werden wie bei Rozella unter dem Einflusse des Parasiten von der Saprolegnia gebildet, so dass wir in dieser Erscheinung entschieden eine Reaction der Saprolegnia vor uns haben.

Bei dem in der Natur wohl niemals eintretenden, in Culturen leicht herbeizuführenden Falle, dass eine einzige Spore die Infection eines Fadens besorgt, kann die Saprolegnia nach Abschluss des Schlauchendes, in welches die Spore eingewandert ist, im unteren Theile des Fadens Gemmen bilden. Einer möglicherweise vorliegenden Täuschung durch junge Entwicklungsstadien der Woronina, welche allerdings äusserlich von Gemmen sich nicht unterscheiden lassen, wurde dadurch Rechnung getragen, dass die voraussichtlichen Gemmen zur Keimung geführt wurden, sei es durch Erneuerung des Culturtropfens, sei es durch eine zweite Larve, welche der Cultur beigegeben wurde. Auf diese Weise wurden alle Täuschungen ausgeschlossen.

Wir sehen, dass durch die Querwandbildung der verheerenden Wirkung des parasitischen Eindringlinges eine unübersteigliche Grenze entgegengestellt wird. Jedenfalls hat aber ursprünglich die Saprolegnia nicht in diesem Sinne Querwände gebildet, sondern es liegt hier ein vererbtes Streben nach Sporangienbildung vor, an das sich der Parasit angepasst hat.

Ein Beweis für die Zugehörigkeit der Querwände zu Saprolegnia

bildete aber nur 2 Sori aus, da zu weiterer Entwicklung die Nährstoffe fehlten. Wir sehen die einzelnen Sporen unter amoeboiden Umrissänderungen in dem inhaltsleeren, basalen Stück des Fadens einherkriechen (Fig. 13) und gewinnen dadurch wichtige Anhaltspunkte für die Entscheidung der Frage, wie sich die eingedrungenen Sporen verhalten

erwächst uns daraus, dass es niemals gelingt, in den tausenden von Soris, welche ich geprüft habe, die von Cornu angenommene Sorushülle nachzuweisen — ein Beweis, der, wie wir sahen, bei Rozella unschwer zu erbringen ist. Andererseits unterbleibt bei Woronina in den Gemmen die Scheidewandbildung, wir werden später diese Eigenthümlichkeit zu erörtern haben.

Die späteren Stadien der Entwicklung lassen meist auch bei den Gemmen die aus jeder Spore entstandenen Sorusanfänge erkennen, eine Wandbildung von Seiten der Woronina unterbleibt aber in allen Fällen.

Die Entwicklungsgeschichte des Sorus.

Wir betrachten der Einfachheit halber einen Fall, wo eine einzige Spore eingedrungen war und brauchen kaum erst zu erwähnen, dass bei einer Infection durch eine Anzahl von Sporen sich die zu schildernden Vorgänge wiederholen.

Die eingedrungene Spore wandert mit dem scheitelwärts strömenden Protoplasma des Wirthes in die Spitze des Schlauches, kann aber hier unter der dichten Ansammlung von Protoplasma nicht herausgefunden werden. Gleichzeitig mit dem Zustrom von Protoplasma schwillt das Schlauchende kugelig oder keulig, oft nur unbedeutend an und grenzt sich schliesslich durch eine Wand ab.

Der Inhalt ist dunkel gefärbt, dicht und von derselben Beschaffenheit, wie in einem eben abgegrenzten, normalen Saprolegniasporangium, nur dunkler gefärbt. Die dunklere Färbung theilt der Woroninaanfang mit der Gemme. Soweit gelangt der befallene Schlauch im günstigsten Falle schon nach 12 Stunden, die ersten Anschwellungen und der Zustrom von Protoplasma erfolgen schon 6 Stunden nach der Entleerung des Sporeninhalts (Fig. 12b Taf. II, Fig. 7b Taf. I).

Auf diesem Stadium finden wir also in dem abgegrenzten Scheitel des Schlauches die eingedrungene Woroninaspore inmitten des Saprolegniaprotoplasmas vor. Sichtbar ist dieselbe hier nicht und lässt sich auch nicht als solche sichtbar machen. Thatsächliche Beweise für die Existenz des Sporenindividuums auch noch 24 Stunden nach dem Eindringen liefert uns der in Fig. 13 Taf. II abgebildete Fall. Die Infection erfolgte am 9. August früh 10 Uhr und die

einzelnen, aus Nahrungsmangel nicht zu Soris herangewachsenen Sporenamoeben wurden am folgenden Tage um 8 Uhr Morgens beobachtet. Bei ausgiebigerer Zufuhr plastischer Stoffe würde entschieden eine Mehrzahl von Soris in dem reichlich inficirten Schlauche entstanden sein.

Auch das weitere Verhalten der Spore entzieht sich der Beobachtung und wir können nur aus den Veränderungen des die Anschwellung erfüllenden Inhalts schliessen, dass die Spore bald nach der Wandbildung ihre lebhafteste Thätigkeit beginnt. Dieselbe gipfelt in der Umwandlung des Saprolegniaprotoplasma in parasitisches, ein Wachsthum des Sporenindividuums, wie bei Olpidiopsis, tritt auch hier nicht ein. Schliesslich hat das gesammte, in die Anschwellung eingewanderte Protoplasma des Wirthes eine Umwandlung in Woroninaprotoplasma erfahren, die Spore hat ein die ganze Anschwellung ausfüllendes Plasmodium hervorgebracht. Amoeboide Umrissänderungen äussert dasselbe ebenso selten als bei Rozella; ein oft nur schwaches Wogen und träges Strömen des dichten Inhaltes giebt Zeugniss von den im Innern sich abspielenden Vorgängen.

Denselben entsprechen auch die Aenderungen in der sichtbaren Structur des Inhaltes. Wir unterscheiden folgende Stadien:

1. Verfärbung und Grieselung (Fig. 7d Taf. I).
2. Zerfall in Sporangien (Fig. 7e).
3. Wandbildung um dieselben (Fig. 7f).

Die Verfärbung des Inhalts beginnt 36 Stunden nach dem Eindringen der Sporen; gleichzeitig zieht sich der Inhalt an seinem Umfange von der Membran etwas zurück. Der Inhalt wird grieselig und hat jetzt die helle Farbe der späteren Sporangien angenommen. Die Verfärbung unterbleibt natürlich in allen den Fällen, wo die jüngeren Stadien des braunen Farbentones entbehren. Nach weiteren 6 Stunden schon zerfällt die Masse simultan in die zukünftigen Sporangien; die definitive Gestalt derselben ist durch die sich trennenden Stücke schon vorgeschrieben, wenn auch natürlich die Umrisse uneben und rauh sind wie bei nackten Protoplasmamassen überhaupt. Bald scheidet nun jede solche Sporangiumportion eine Cellulosemembran aus und damit hat das Sporangium seine Reife erreicht (Fig. 7f).

Der Inhalt behält die grieselige, feinkörnige Beschaffenheit des früheren Stadiums bei, Vacuolen treten niemals auf. Ebensowenig werden starklichtbrechende Körnchen oder Klümpchen in dem Entwicklungsgange bemerkbar. Ausserhalb der Sporangien bleiben oft einzelne Körnchen lichtbrechenden Glanzes liegen, welche nicht mehr zum Aufbau der Woronina verwendet werden[1]).

Der Entwicklungsgang nimmt also bis zur definitiven Ausbildung des Sorus ungefähr 48 Stunden in Anspruch. Ungunst der Verhältnisse kann besonders den Eintritt der Grieselung verzögern. Die späteren Stadien folgen stets schneller auf einander.

Wenn mehrere Sporen in denselben Schlauch ihren Inhalt entleerten[2]), so wird natürlich diejenige Spore zuerst im Scheitel anlangen, deren Eintrittsstelle demselben am nächsten lag und so fort. Hieraus erklärt sich auch die basipetale Entwicklungsweise der stark befallenen Schläuche. Am Scheitel findet sich das weitest vorgerückte Stadium und von hier absteigend begegnen wir immer jüngeren Zuständen.

Wenn zwei oder drei Sporen sich so an den Schlauch ansetzten, dass die eine direct am Scheitel, die anderen beiden an der Basis Platz nahmen, so werden natürlich die beiden letzteren eine lange Zeit brauchen, bis sie in den Scheitel gelangen. Die scheitelwärts eingedrungene Spore wird daher schon weit in der Entwickelung vorgeschritten sein, bis die zugeführte zweite Spore in der erneuten Protoplasma-Ansammlung ihre Thätigkeit beginnen kann. Auch solche Fälle wurden gelegentlich beobachtet.

Die Entleerung der Sporangien.

Die Details der Entleerung finden wir weder bei Pringsheim noch bei Cornu. Pringsheim giebt an, dass der Inhalt simultan in eine Anzahl Schwärmer zerfällt, welche durch eine vorher von dem Sporangium getriebene Papille in das Sorusfach gelangen und von hier aus durch eine für das ganze Fach gemeinsame Ausfuhröffnung

1) Conf. Cornu l. c. p. 178, Pringsheim l. c. p. 212.

2) In den grossen Culturen findet man oft Schläuche mit 15 hintereinander liegenden Soris, dementsprechend waren also 15 Sporen eingedrungen.

in das Wasser übertreten[1]). Cornu kann sich nicht darüber entscheiden, ob jedes Sporangium eines Sorus eine Papille treibt oder ob vielleicht mehrere Sporangien oder ein ganzer Sorus durch ein und dieselbe Mündung ihre Sporen entsenden[2]).

Nehmen wir den Fall an, dass ein eben gebildetes Sporangium durch die Gunst der Bedingungen sofort sich entleeren kann. An der der Saprolegniawand nächsten Stelle wölbt sich das Sporangium hervor und treibt eine kurze Papille, welche die Saprolegniawand durchbohrt und um weniges in das umgebende Wasser hervorragt (Fig. 8a Taf. I). Jedes Sporangium in einem und demselben Sorus treibt eine derartige Papille, welche natürlich mit der Entfernung des Sporangiums von der Wand an Länge zunehmen muss. Die Papillenbildung geht 1 oder 2 Stunden der Entleerung vorher, welche eingeleitet wird durch den Zerfall des Sporangiumplasmas in eine der Grösse desselben entsprechende Anzahl anfangs polyedrischer Portionen, die zukünftigen Schwärmer (Fig. 8a). Dieselben runden sich bald ab, ohne aber in eine schaukelnde und schiebende Bewegung herzugehen. Schon 5 Minuten nach der Sporendifferenzirung schwillt die Papille zu einer Kugel an, welche sich lockert und vor der Mündung des nunmehr geöffneten Sporangiums liegen bleibt. Unmittelber nach der auf so eigenthümliche Weise erfolgten Oeffnung des Sporangiums drängt sich die erste Spore durch die Mündung und schiebt die über derselben liegende Kugel bei Seite. Eine zweite, dritte folgt (Fig. 8c Taf. I) und nun beginnt im Innern der Spore langsam die Hin- und Herbewegung. Nach einigen Minuten geht dieselbe in das bekannte lebhafte Wimmeln über; die vollständige Entleerung des Sporangiums geschieht nun in möglichst kurzer Zeit (von Anfang an 8 Min.) (Fig. 8d).

Entsprechend der Entstehungsweise haben alle Sporangien eines und desselben Sorus das gleiche Alter und so kommt es, dass sie meist alle gleichzeitig in Entleerung begriffen sind. In 10 Minuten wird oft ein ganzer Sorus entleert. Die Mündungskugel bleibt entweder vor dem entleerten Sporangium liegen (Fig. 8d Taf. I) oder löst sich los und treibt nun im Wasser umher. Ihr Durch-

1) Conf. Pringsheim l. c. p. 212.
2) Conf. Cornu l. c. p. 179.

messer beträgt in nahezu allen beobachteten Fällen 0,009 mm. Schon als Papille zeigt die nachherige Kugel im Innern lebhafte Brown'sche Bewegungen. Dieselben nehmen nach der Entleerung der Sporen zu und schliesslich unterliegt die Kugel einem allerdings sehr langsamen, viele Stunden anhaltenden Zersetzungsprocesse.

Die Entwicklung der Dauerzustände.

Die Dauerzustände der Woronina hat Cornu zuerst aufgefunden und sie, wie wir sehen werden, fälschlicher Weise als Dauersporen bezeichnet.

Die Dauerzustände treten im Sommer und unter günstigen Vegetationsverhältnissen spontan nicht auf. Dagegen gelang es mir, in der warmen Jahreszeit die Woronina schon Anfangs August zur Bildung der Dauerzustände zu veranlassen. Die Culturen, — hier benutzte ich Fliegenculturen, — wurden in einem kühlen Raume, dessen Temperatur 5° C. unter der des Arbeitszimmers lag, aufgestellt und ausserdem wurde jede Erneuerung des Culturwassers vermieden. So behandelt lieferte Woronina schon nach 14 Tagen die gewünschten Dauerzustände. Anfangs October traten dieselben auch in den Culturen im Arbeitszimmer, dessen Temperatur weniges um 18° C. schwankte, auf, wenn Erneuerung des Wassers unterblieb. Wir sehen also, dass die Dauerzustände der Woronina ihrem Entstehen nach darauf eingerichtet sind, in längerer Ruheperiode die Existenz der Woronina auch durch ungünstige Zeiten hindurch zu unterhalten.

Cornu, wie wir bereits oben bemerkten, nennt die Dauerzustände Sporen und beschreibt sie wie folgt:

„Leur couleur est d'un brun verdâtre: elles portent à leur surface des ornements formés de sortes de pyramides courtes sondées en un réseau élégant; la paroi qui les porte est d'un ton un peu plus clair. A travers cette enveloppe on ne peut rien voir du contenu, sinon qu'il est opaque[1]).“

Alle meine Bemühungen um Bestätigung der obigen Beschreibung blieben erfolglos und ich möchte vermuthen, dass bei dem

1) l. c. p. 186.

wenigen Material, welches Cornu zu Gebote stand, auf eine gründliche Untersuchung auch der reifen Dauerzustände verzichtet werden musste. Wenn auch aus einem Vergleich von Cornu's Zeichnungen mit den meinigen die Identität seiner Dauersporen mit den von mir beobachteten nicht gefolgert werden kann, so bieten sich anderweitige Anhaltepunkte genug dar, diese nächste Frage zu entscheiden.

Vor allen Dingen das Vorkommen in Sporangiensori enthaltenden Schläuchen, welches Cornu ebenfalls für seine Sporen abbildete[1]). Ebenso lässt eine Aeusserung Cornu's über die Grössenverhältnisse seiner Dauersporen erkennen, dass er die gleich zu beschreibenden Gebilde vor sich hatte. Cornu sagt:

„Les dimensions de cette spore sont très-variables et ne dépendent pas toujours de celles des filaments qui les contiennent . . . . Le diamètre oscille entre 0,042 mm et 0,140 mm du simple au triple et même plus."

In der That unterliegen die Grössenverhältnisse der Dauerzustände den von Cornu notirten Schwankungen und wir werden sehen mit Recht. Dieselbe Mannigfaltigkeit herrscht aber auch in der Gestalt, indem uns bald runde, bald elliptische, bald länglich walzenförmige Formen begegnen, welche den Umrissen der sie bergenden Fadenstücke entsprechen (Fig. 15 Taf. II).

Schon die berührten Verhältnisse lassen erwarten, dass hier keine Sporen vorliegen und eine genaue Prüfung der reifen Zustände bestätigt diese Vermuthung vollständig. Endlich liefert die Entwicklungsgeschichte den Beweis, dass die Dauerzustände zu Woronina Haufen von mit einander verwachsenen Sporangiocysten sind. Derartige Fruchtkörper wurden bisher nicht beobachtet, und sie mögen den Namen Cystosori führen. So ein Cystosorus hat eine runde, elliptische oder cylindrische Gestalt von sehr variabler Dimension und besitzt sehr viel äusserliche Aehnlichkeit mit den Cystolithen der Urticaceen.

Bei schwacher Vergrösserung ist das Gebilde schwarz gefärbt mit zunehmender Blässe nach der Peripherie und scheint auf seiner Oberfläche besetzt mit mehr oder minder dicht gestellten conischen zugespitzten Warzen, deren Basaltheile einander berühren und nir-

1) l. c. Taf. VII Fig. 16, 17.

gends die Wand der scheinbaren Dauerspore durchtreten lassen. Uebt man auf das Deckglas einen starken Druck aus, so gelingt es, den Cystosorus in seine einzelnen Cysten zu zerlegen, ohne diese selbst zu quetschen. Jetzt überzeugt man sich schon mit schwacher Vergrösserung davon, dass ein Sporenkörper, dem die einzelnen scheinbaren Pyramiden aufsassen, gar nicht existirt und dass demzufolge auch jeder protoplasmatische Inhalt[1]) fehlt. Die bei flüchtiger Beobachtung als Wandverdickungen erscheinenden Warzen sind die Sporangiocysten, welche eng mit einander verbunden den Dauerzustand in seiner ganzen Masse zusammensetzen und sonach einen Haufen von gleichartigen Organen aufbauen.

Die einzelne Cyste, über deren morphologischen Werth nur noch die Entwicklungsgeschichte entscheiden soll, hat am häufigsten die Form eines Pentagondodekaëders, seltener sind die Begrenzungsflächen des Körpers Vier- oder Sechsecke (Fig. 16 Taf. II). Der Durchmesser beträgt 0,004 bis 0,005 mm. Die Wände der einzelnen Cysten färben sich mit J in Jodkalium und Schwefelsäure nicht blau, auch mit Chlorzinkjod bleibt jede Cellulosereaction aus. Ferner besitzen die Membranen der Sporangiocysten eine energische Resistenz gegen Schwefelsäure und lösen sich nicht in derselben, sondern quellen darin oft nur unbedeutend auf. Der äusserst feinkörnige, durchaus homogene Inhalt färbt sich mit J in JK genau so wie die gewöhnlichen Woroninasporangien, also dunkel goldgelb. Zusatz von Schwefelsäure bringt eine dunkel rothbraune Färbung hervor. Anilin- und Carminfarbstoff wird von den Sporocysten aufgespeichert und zwar in der Membran und im Inhalt, in ersterer meist intensiver als in letzterem. Auch nach vorhergehender Behandlung mit Schwefelsäure treten die Färbungen hervor. Der Inhalt und ebenso die Membran blieben intact bei Behandlung mit Schwefelkohlenstoff, Alkohol und Glycerin. Zusatz von Kali bewirkt wie Schwefelsäure Quellung.

Die Sporangiocyste entbehrt also auf alle Fälle einer Cellulosemembran. Die Umgrenzung der Cyste scheint demnach aus Pilzcellulose[2]) zu bestehen.

1) Cornu sagt: A travers cette enveloppe ou ne peut rien voir de contenu sinon qu'il est opaque.

2) Conf. de Bary: Morphologie und Physiologie der Pilze p. 7.

Auch hier hat uns in erster Linie die Frage zu beschäftigen, ob die Cystosori einem Geschlechtsacte ihre Entstehung verdanken. Von einem solchen begegnet uns in dem ganzen Entwicklungsgange der Dauerzustände keine Spur, vielmehr gehen dieselben direct aus den Plasmodien gewöhnlicher Sporangiensori hervor. Der Zusammenhang mit der einzelnen Spore, welchen wir eben für die gewöhnlichen Soris feststellten, gilt natürlich auch hier, so dass aus je einer eingedrungenen Spore ein Cystosorus hervorgeht.

Ehe ich die Entwicklung des Cystosorus beschreibe, will ich bemerken, dass es mir niemals gelungen ist, im Hängetropfen seine Entstehung herbeizuführen, so dass ich die nachstehende Beschreibung nur nach einer Unmenge einzelner Entwicklungsstadien, welche ich beobachtet habe, zusammenstellen konnte. Bis zur Septirung des Fadens tritt kein Unterschied hervor, zwischen den Anlagen eines Sorus oder eines Cystosorus. Erst auf dem Stadium der Grieselung gehen die Entwicklungswege auseinander. Wodurch das Plasmodium zur Bildung eines Cystosorus angeregt wird, kann ich nicht sagen. Wahrscheinlich wird aber auch hier beim Eintritte der ungünstigen Jahreszeit die Neigung zur Cystosorusbildung vorwiegen, während im Sommer und auch sonst unter günstigen Bedingungen nur gewöhnliche Sporangien entstehen.

Beim Uebergange des Plasmodiums in eine Cystosorusanlage zieht sich zunächst das Protoplasma zu einem dichten, centralen Klumpen variabler Gestalt zusammen, während feinkörniges, unverbrauchtes Protoplasma den übrigen Theil des Sorusfaches ausfüllt. Die verdichtete Masse nimmt bald die dunkle schwarzbraune Färbung an und zerfällt durch einen langsamen Theilungsprocess zunächst in die einzelnen, anfangs nackten Sporangienanlagen, wie beim gewöhnlichen Sorus. Dieselben verdichten aber ihren Inhalt auf ein minimum, umgeben sich mit einer cellulosefreien Membran (Fig. 17 Taf. II) und verwachsen zum Cystosorus. Derselbe unterliegt keinen weiteren Umwandlungen und vermag lange und energisch den ungünstigen Bedingungen zu widerstehen.

Die Keimung der Dauerzustände.

Wie lange überhaupt die Cystosori keimfähig bleiben, habe ich nicht ermittelt; Austrocknen tödtet sie sofort. Jedenfalls gelingt es aber, erst 8 Tage alte Cystosori zur Keimung zu bringen. Dieselbe verläuft höchst einfach und bestätigt die Natur der einzelnen Cysten als Sporangiocysten. Dieselben verlieren zunächst ihre eckigen Contouren, runden sich ab, schwellen an und werden zu gewöhnlichen Sporangien. Von denselben unterscheiden sie sich nur dadurch, dass sie an den Kanten zusammenhängen und infolge dessen eine elliptische oder langgezogene Gestalt besitzen (Fig. 18 Taf. II). Der ursprünglich homogene Inhalt wird körnig und zerfällt simultan in eine Anzahl von Zoosporen, welche schliesslich entleert werden. Den Entleerungsmodus habe ich hier nicht studirt. Die in den Sporangiocysten gebildeten Sporen gleichen jedenfalls denen der gewöhnlichen Sorussporangien und liefern wiederum die gewöhnlichen Woroninasori. Die Schwierigkeiten steigern sich hier so gewaltig, dass es bisher nicht möglich war, diese Frage in Kammerculturen zur Lösung zu bringen.

Zur Systematik.

Die Gattung Woronina besteht bisher nur aus einer Species, welche ausschliesslich auf Saprolegnia schmarotzt. Alle Versuche, dieselbe auf Achlyaarten, auf Aphanomyces oder Pythium zu übertragen, blieben erfolglos, Für diese Species wollen wir den Cornuschen Namen Woronina polycystis beibehalten und nochmals ihren exclusiven Saprolegniaparasitismus betonen.

Die von derselben verursachten Anschwellungen gestalten sich kugelig, keulig oder kolbig nur an dem Scheitel der befallenen Schläuche. Die später entstehenden Sorusfächer bleiben cylindrisch und ihre durch den Parasiten herbeigeführte Veränderung beschränkt sich auf eine Zunahme des Querdurchmessers.

Derselbe beträgt im Durchschnitt für die cylindrischen Fächer 0,0297, bei einer mittleren Länge von 0,1038, so dass sich ungefähr Länge zu Breite verhalten wie 5 : 1.

Im Allgemeinen macht sich an den Sorusfächern desselben Schlauches eine basipetale Abnahme des Querdurchmessers geltend,

die Längenverhältnisse sind nicht von der Entfernung vom Scheitel abhängig.

Die Gestalt der einzelnen Sporangien nähert sich mehr oder weniger der Kugel, so dass abweichende Formen nicht beobachtet wurden. Der Durchmesser beträgt 0,014 mm.

Bei praller Ausfüllung eines Sorusfaches durch Sporangien nehmen dieselben zuweilen durch gegenseitigen Druck polyedrische Gestalt an. Im entleerten Zustande sind alle Sporangien rund und eingefallen.

Anhang.

Wie schon im Eingange der Arbeit hervorgehoben wurde, besitzen die Schwärmer der Woronina die interessante Fähigkeit, nicht nur in junge und alte Saprolegniaschläuche sich zu entleeren, sondern auch Gemmen, Zoosporangien und junge Oogonien mit Erfolg zu befallen. Ohne die jeweilige Form des befallenen Organes zu beeinflussen, reift die Woronina in normaler Zeit ihre Sporangien und erzeugt gewissermassen Pseudomorphosen einer Gemme, eines Sporangiums oder Oogoniums zu Woronina.

Die Gemmen[1]) wurden durch ihr Verhalten bei Infection mit Woronina wichtig, da auch bei einem Eindringen von mehreren Sporen die Wandbildung unterblieb. Ebenso bleibt auch bei Sporangien und Oogonien jede Fächerung entsprechend der eingedrungenen Sporenzahl aus. Dagegen treten beim Zerfall in Sporangien die jeder einzelnen Spore entstammenden Plasmodien als getrennte Portionen hervor, gleichzeitig wiederum beweisend, dass aus je einer Spore je ein Sorus, mag er noch so wenige Sporangien zählen, hervorgeht (Fig. 10c Taf. II). Interessante Beobachtungen wurden gemacht an Zoosporangien und Oogonien, welche von Woroninasporen befallen werden.

Junge Zoosporangien, in denen eine Querwandabgrenzung noch nicht erfolgt und auch solche, wo dieses Stadium erreicht ist, bieten wenig Interesse dar. In dem ersteren erfolgt nach dem Eindringen

1) Es ist für das Experiment gleichgültig, ob die Gemmen schon längere Zeit und von einander getrennt gelegen haben oder ob sie eben entstanden sind.

noch die Wandbildung und in beiden Fällen geht die Entwicklung der Woronina ihren ungestörten Gang. Dringen die Sporen der letzteren in ein Sporangium ein, in welchem die fertigen Zoosporen ihre Bewegungen eben beginnen, so erleidet die normale Entleerung des Sporangiums keinerlei Störung, der Parasit vermag nicht das Freiwerden der Sporen zu verhindern. Wohl aber unterliegt das Sporangium der Einwirkung des Parasiten, wenn die Sporen noch im parenchymatischen Zusammenhange stehen (Taf. 10a Taf. II). Die Trennungslinien der Sporen verschwinden wieder und das Saprolegniasporangium wird zum Sorusfache (Fig. 10b, 10c, 10d Taf. II).

Dis Schwärmer setzen sich an Oogonien jedes Alters an, dagegen erfolgt ein Eindringen nur in den jugendlichsten Zuständen (Fig. 11 Taf. II). Nebenäste und Tüpfel fehlen noch an den mit Erfolg befallenen Oogonien, in ältere vermögen die Sporen nicht mehr einzudringen. Die Entwicklung in den jugendlichen Oogonien verläuft in normaler Zeit und ohne Besonderheiten. In den Oogonienstielen kommt ebenfalls die Woronina zur Entwicklung. Nebenäste, in welche sich der Beobachtung unterzogene Sporen entleerten, waren meist zu inhaltsarm, um ihnen zur Weiterentwicklung genügende Nahrung zu bieten oder ihre Entleerung erfolgte, noch ehe die Eindringlinge ihre Thätigkeit begannen. Ein gelegentlicher Beitrag zur Kenntniss der Nebenastbildung und ihrer Hervorrufung durch einen nach de Bary[1]) vom Oogonium ausgehenden Reiz sei hier noch gegeben. Durch die Entwicklung von Woronina in den jugendlichen Oogonien von Sapr. monoica unterblieb natürlich deren weitere Ausbildung, der angenommene Reiz auf die benachbarten Saprolegniaschläuche erfolgte nicht und in der That habe ich mehrere Culturen vergeblich durchsucht, um eine Oogoniumpseudomorphose mit Nebenästen aufzufinden.

Dieselben wurden nicht gebildet, weil der sie hervorrufende Reiz auf die übrigen nicht befallenen Nachbarschläuche des Oogoniums ausblieb. Wenn die Nebenäste aus eigenen, inneren Ursachen entstünden, so liegt kein Grund vor, ihr Ausbleiben zu verstehen, wenn das Oogonium in seiner Function alterirt wird. Wir müssten dann Nebenäste auch um diejenigen Oogonien sich schlingen sehen,

1) l. c p. 84—92.

welche durch Woronina umgewandelt, pseudomorphosirt sind. In ebendenselben Culturen fehlten natürlich die Nebenäste nicht an denjenigen Oogonien, welche vom Parasiten verschont worden waren und Oosporen bildeten.

Die Beobachtung lehrt uns somit eine Abhängigkeit der Nebenastbildung kennen von der ungestörten Weiterentwicklung der Oogonien und auch für diesen Fall gewährt die de Bary'sche Theorie die gesuchte Aufklärung. Auch die Tüpfelbildung in der Membran bleibt aus, wenn Woronina in das Oogonium eingedrungen ist, was sich besonders schön bei Saprolegnia Thureti verfolgen lässt.

Das Aussehen des gereiften Woroninasorus trägt keine Spur des früheren Oogons, bis auf eine vielleicht etwas dickere Membran an sich, und ebenso kann man bei in Gemmen und Sporangien entwickelten Woronina-Individuen nichts mehr von den Eigenschaften der befallenen Organe erkennen. In allen Fällen erhält man den Eindruck einer normalen Infection.

Werfen wir noch die Frage auf, ob in den natürlichen Vorkommnissen der Woronina aus den geschilderten Fähigkeiten ein besonderer Nutzen erwächst, so müssen wir entschieden bejahend antworten.

In grossen Fliegenculturen habe ich mich durch das Experiment wiederholt davon überzeugen können, dass die Woronina ganze Gemmenmassen von Saprolegnia invahirt und hier in normaler Weise zur Entwicklung gelangt. Wochenlang konnte in absichtlich vernachlässigten Culturen die Woronina in dieser Weise ihre Existenz fristen. Zuweilen wird sich auch in der Natur der Woronina Gelegenheit darbieten, direct durch Gemmen, oder Sporangien, oder Oogonien die Wirthspflanze zu inficiren.

VI. Zur Kenntniss des Protoplasmas.

Da durch Schmitz die Existenz von Zellkernen in der Gattung Olpidiopsis schon constatirt worden war[1]), so lag es nahe, auch auf die beiden anderen Gattungen die Untersuchung auszudehnen. Be-

1) Schmitz: Untersuchung über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. der niederrh. Ges. etc. 36. Bd. 4 Folge, VI. p. 361.

sonders wurde danach gestrebt, die einzelnen Entwicklungsstadien auf ihren Reichthum an Zellkernen zu prüfen. Ausserdem gewährten uns die Vorgänge im Protoplasma, welche die Sporenbildung einleiten, und die letztere selbst, viele interessante Thatsachen, welche hier einer gemeinsamen Besprechung unterzogen werden sollen. Schliesslich liegen in der Stachelbildung der Dauersporen Erscheinungen vor, welche eine allgemeinere Berücksichtigung verdienen.

Die von Schmitz empfohlene Pikrinsäurefixirung des Materials und nachherige Färbung mit Haematoxylin liefert sehr gute Dienste. Für meine Zwecke fielen die Resultate ebenso günstig aus, wenn ich statt der Pikrinsäure absoluten Alkohol benutzte und dann mit Haematoxylin oder Beal'schem Carmin tingirte. Der Alkohol ersetzte mir die Wirkung der Pikrinsäure vollständig und behielt in Folge der angenehmeren Behandlungsweise den Vorzug. Auf die Berechtigung der Färbungsmethoden überhaupt einzugehen, ist hier nicht der Ort, ich werde mich begnügen, in allen Fällen das Vorhandensein von Körperchen zu constatiren, in denen eine intensivere Aufspeicherung von Farbstoff stattfindet, wobei selbstverständlich etwaige Täuschungen mit genügender Vorsicht geprüft werden sollen.

Die grossen glänzenden Klümpchen und Kügelchen, welche besonders bei Olpidiopsis in den jugendlichen Sporangienanlagen auftreten und uns auch in den Stachelkugeln der Rozella septigena begegneten, sind natürlich nicht die Zellkerne unserer Parasiten. Chemische Reaction bestätigt die schon aus dem Lichtbrechungsvermögen zu erschliessende Zugehörigkeit dieser Gebilde in die Reihe der fetten Oele, welche, wie bekannt, sehr häufig bei niederen pflanzlichen Organismen als Reservestoffe auftreten, wie bei den höheren Pflanzen die Kohlehydrate. Auch bei Phanerogamen bestehen zuweilen die Reservestoffe aus Fetten oder Oelen, so dass es genügt, auf diese allbekannten Verhältnisse hier hingewiesen zu haben.

Mit der weiteren Entwicklung der Sporangien verschwinden nun bei Olpidiopsis diese grösseren Portionen, so dass wir später im Protoplasma kleine lichtglänzende Körnchen regelmässig vertheilt finden. Diese Körnchen gehen nicht direct durch Theilung aus den grösseren Fettmassen hervor, vielmehr lehrt die Beobachtung, dass die letzteren aufgelöst werden und wir müssen uns somit nach einem anderen Ursprunge der kleinen lichtbrechenden Körnchen umsehen. Mit

Hilfe der Schmitz'schen Färbungen überzeugt man sich, dass vor und neben den grösseren Fettkugeln kleine, lichtbrechende Körnchen vorhanden sind, welche auch im Färbungsvermögen durchaus mit den späteren Gebilden derselben Erscheinungsweise übereinstimmen. Aus diesen Anfangs minder zahlreichen Körnchen gehen nun wahrscheinlich durch Theilung die späteren hervor, ein Zusammenhang mit den Fettkugeln besteht also nur insofern, als durch deren Auflösung die Materialien zur Vermehrung der Kerne geliefert werden.

Diese Körnchen nun, von denen je eines einem Schwärmer zugetheilt wird, zeigen die Schmitz'sche Kernreaction und somit dürften wir für Olpidiopsis einen Zusammenhang der Kerne mit den im Protoplasma eingelagerten Fettmassen wahrscheinlich gemacht haben.

Eine Beobachtung habe ich zu wiederholten Malen gemacht, welche zur Würdigung der lichtbrechenden Körnchen beitragen und uns ihre Natur näher bringen kann. Es geschieht nämlich in manchen Fällen, dass das lichtbrechende Körnchen bei der Entleerung des Sporeninhaltes in den Saprolegniaschlauch nicht mit in denselben übertritt, sondern schliesslich mit der leeren Sporangienhülle zu Grunde geht. Der so eingedrungene Parasit, so öfters bei Woronina beobachtet, entwickelte sich nicht, während in derselben Cultur normal entleerte Sporen unbehindert ihre Entwicklung durchmachten[1]). Das lichtbrechende Körnchen erscheint demnach als ein integrirender Bestandtheil der Chytridienspore und wird gewiss mit Recht als Zellkern gedeutet. Ebenso wie bei Olpidiopsis geht auch bei Woronina und Rozella eine Vermehrung der Zellkerne der Sporenbildung voraus; schliesslich enthält jede Spore je einen Kern, welcher als lichtbrechendes Körnchen leicht zu beobachten ist.

Wir fassen unsere Beobachtungen über die Zellkerne dahin zusammen, dass wir auf allen Entwicklungsstadien von Olpidiopsis, Woronina und Rozella Zellkerne gefunden haben und dass dieselben in dem Masse sich vermehren, in dem sich der Pilz der Schwärmerbildung nähert. Die entleerte Schwärmspore enthält je einen Kern, welcher bei dem Eindringen der Spore zuletzt den Entleerungscanal durchwandert und in den Saprolegniafaden übertritt.

1) Man vgl. auch Strasburger: Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. p. 373

Vom Standpunkte der Protoplasmalehre nimmt zweitens die Vacuolenbildung unser Interesse in Anspruch. Woronina unterscheidet sich wesentlich von den beiden anderen Gattungen durch den gänzlichen Mangel der Vacuolen, deren Fehlen sich leicht aus den beobachteten Thatsachen erklären lässt. Wir beginnen mit den Vacuolen der Olpidiopsis und Rozella, welchen wir dann eine Besprechung der Woronina anschliessen. Die Entstehung der Vacuolen habe ich bei Olpidiopsis bereits in meiner ersten Notiz geschildert und wiederhole hier, dass der Bildung der Vacuolen eine Ansammlung kleiner Körnchen vorangeht, zwischen denen sich bald Flüssigkeit ausscheidet. Die Körnchen schwimmen jetzt in der Flüssigkeitskugel und befinden sich in lebhafter Brown'scher Bewegung. Deutlicher als bei Olpidiopsis lassen sich die angedeuteten Verhältnisse bei Rozella beobachten und ich verweise in Bezug auf Thatsachen auf die Beschreibung der Sporangienentleerung bei Rozella. Hier soll uns nur noch eine Deutung der Erscheinung beschäftigen. Das Protoplasma bildet um den mit Flüssigkeit erfüllten Raum eine Hülle von Hautschicht[1]), welche durch ihren gänzlichen Mangel an körnigen Gemengtheilen und ihr äusserst hyalines Aussehen derjenigen Hautschicht entspricht, welche nackte Protoplasmamassen an der Oberfläche abscheiden. Bisher suchte man die Ursache der Vacuolenbildung in vermehrter Wasseraufnahme, welche die Imbibitionsfähigkeit des Protoplasmas überstieg und somit zur Tropfenabscheidung der in den Zellenleib aufgenommenen Flüssigkeit führte. Unsere Beobachtungen fügen den bisherigen Kenntnissen die neue Thatsache hinzu, dass auch umgekehrt eine Vacuolenbildung dort eintreten kann, wo durch den Entwicklungsgang der Zelle eine Verdichtung des Protoplasmas geboten ist. Bei unseren Pilzen sprechen alle Erscheinungen dafür, dass vor der Sporenbildung alle dazu untauglichen, festen und flüssigen Stoffe ausgeschieden werden, während in die Sporen selbst ein dichtes, feinkörniges Protoplasma aufgenommen wird. Die Vacuolenflüssigkeit wird nicht erst von aussen aufgenommen, sondern der Inhalt des Sporangiums erfährt eine Sonderung in zwei Theile. Einen dichten, protoplasmatischen Theil, die sporenbildende Grundmasse und einen flüssigen Theil, die

1) Conf. Hofmeister: Pflanzenzelle p. 6.

Vacuolenflüssigkeit, in welche auch feste unbrauchbare Inhaltspartikelchen aus der Grundmasse ausgeschieden werden. Die Vacuole fungirt also hier in gewissem Sinne als Excretionsorgan, ohne dass damit mehr gesagt sein soll, als ein naheliegender Vergleich. Vacuolenbildung bei im Gewebeverbande stehenden Parenchymzellen höherer Pflanzen dürfte eine nicht häufige Erscheinung sein und muss jedenfalls streng von dem durch den Zellsaft herbeigeführten Zelllumen unterschieden werden. Hierauf können wir nicht näher eingehen, sicherlich aber hängt die Vacuolenbildung bei diesen Zellen mit der Wachsthumsthätigkeit und den stetigen Aenderungen des Zellturgors zusammen. Alle diese Factoren kommen bei unseren Pilzen nicht in Betracht, da wir hier Zellen vor uns haben, deren Wachsthum erloschen ist, deren Turgescenz durch benachbarte Zellen nicht geändert werden kann und deren Protoplasma somit keine derjenigen Functionen zu erfüllen hat, welche eine Zelle im Gewebeverbande leisten muss.

Die äusseren Umstände bleiben auch bei der Vacuolenbildung die gleichen wie vorher, so dass die Abscheidung der Flüssigkeit in diesem Falle aus dem Innern des Protoplasmas heraus erfolgen muss. Die Imbibitionsfähigkeit des Protoplasmas nimmt also ab, je näher die Sporenbildung herankommt. Für die nackten Schwärmer entsteht hieraus ein grosser Vortheil, denn es leuchtet ein, dass dieselben nach dem Austritt aus dem Sporangium nach Massgabe ihres Imbitionsvermögens Wasser aufnehmen werden. Würden die Schwärmer nun mit dem starken Imbibitionsvermögen des jugendlichen Protoplasmas in das Wasser übertreten, so könnte die imbibirte Flüssigkeit leicht zur Bildung rasch wachsender Vacuolen führen, unter deren Drucke schliesslich der Schwärmer platzen und zu Grunde gehen würde. Wir betrachten also die geschilderten Vorgänge als eine Anpassungserscheinung der nackten Schwärmer an ihre Lebensweise. — Eine abermalige Verminderung des Imbibitionsvermögens und somit eine Vacuolenbildung haben wir bei dem Eindringen der angesetzten Sporen beschrieben. — Unter dem Einflusse der Flüssigkeitsausscheidung wird die Grundmasse des Sporangieninhaltes dichter und feinkörniger, so dass bei schwacher Vergrösserung eine homogene, das Licht lebhaft brechende Masse zur Beobachtung

gelangt, besonders bei Rozella. Die gleichzeitig in die Vacuolen stattfindende Ausscheidung fester Partikelchen deutet darauf hin, dass auch alle zur Sporenbildung untauglichen Stoffe, vielleicht noch unverwandeltes Saprolegniaprotoplasma, von der Sporenbildung ausgeschlossen werden. Das spätere Schicksal dieser ausgeschiedenen Körnchen haben wir näher bei Rozella beleuchtet und haben gesehen, dass dieselben ohne Nutzen für Rozella theils einem natürlichen innerlichen Auflösungsprocesse unterliegen, theils durch Bacterien oder Infusorien aufgebraucht werden.

Wie erklärt sich nun das gänzliche Fehlen der Vacuolen bei Woronina? Zunächst bilden sich die Membranen um die Sporangien auf einem sehr vorgerückten Entwicklungsstadium aus, so dass bereits vor der Sporangiendifferenzirung eine Sonderung des Protoplasmas in sporenbildende Grundmasse und in unbrauchbare Mengen erfolgen muss. In die Sporangien werden daher feste unbrauchbare Partikelchen nur in Minderzahl aufgenommenen, sie bleiben aussen im Sorusfache liegen [1]). Eine Flüssigkeitsausscheidung findet aber vor der Sporenbildung bei Woronina ebensowohl statt als bei Rozella und Olpidiopsis. Während aber bei diesen die ausgeschiedene Flüssigkeit im Innern des Sporangiums verbleibt und Vacuolen bildet, tritt bei Woronina dieselbe in die schwellende Papille über. Diese verschliesst, wie wir sahen, als Pfropf die Mündung des Sporangiums und nach ihrer Loslösung treten die Sporen auf diesem Wege in das Wasser über. Die Papille platzt nicht, sondern sie löst sich als kugeliges Gebilde los, welches später zu Grunde geht. In diesem Kügelchen, dessen Umgrenzung die Protoplasmareaction der Woronina besitzt, ist Flüssigkeit enthalten, in der kleine Körnchen hin- und herwimmeln. Wir sehen also hier, dass der Kleinheit der Sporangien entsprechend, die unbrauchbaren Stoffe auch nach ihrer Ausscheidung nicht in demselben verbleiben, sondern noch vor der Sporendifferenzirung zur Bildung der Papille verwendet werden. Jedenfalls hat das Mündungskügelchen der Woronina viele Anknüpfungspunkte an die Vacuolen der beiden anderen Gattungen. Die durchaus neue Rolle, welche dasselbe bei der Sporenentleerung

1) Conf. Cornu l. c. p. 178, 183; Pringsheim II. p. 112.

spielt, dürfte nicht uninteressant sein. Ich verzichte darauf, weitere Einzelheiten über die Vacuolenbildung unserer Pilzgruppe hier mitzutheilen, hoffe aber, dass es noch anderweitig gelingen wird, die Function der Vacuolen unserem Verständniss näher zu führen.

Der simultane Zerfall der sporenbildenden Grundmasse in die einzelnen Sporenportionen schliesst sich streng an die gleichen Vorgänge der freien Zellbildung bei anderen Thallophyten an[1]). Der Entleerungsmechanismus hat bereits die nöthige Erörterung erfahren.

Die Entwicklungsgeschichte der Stachelkugeln bei Olpidiopsis und Rozella hat ergeben, dass bei beiden die Stacheln aus Körnchen entstehen, welche der anfangs nackten Membran aufliegen. Während aber bei Olpidiopsis die Stacheln direct auf die einfache Sporangienwand aufgesetzt werden, sahen wir bei Rozella eine zweite Membran, ein Exosporium entstehen, welches den Stachelbesatz trägt. Auch dieses Exosporium geht nicht aus einer Spaltung einer ursprünglich einfachen Membran hervor, sondern wird gewissermassen auf das einfach bleibende Endosporium von aussen niedergeschlagen. In dem Masse nun, als die Stacheln, resp. das Exosporium erstarkt, in dem Masse vermindern sich die aussen liegenden Körnchen, ja sie werden oft gänzlich zur Stachelbildung aufgebraucht. Weitere Einzelheiten unterlasse ich hier anzuführen und begnüge mich, auf die absonderliche Art der Stachel- und Membranbildung hingewiesen zu haben.

VII. Zur Systematik der drei Gattungen.

Die Frage, ob bei den parasitischen Chytridien der Saprolegnieen eine geschlechtliche Fortpflanzung existirt, muss auf Grund vorstehender Entwicklungsgeschichte verneint werden und wir haben somit eine vollkommen agame Gruppe von Pilzen vor uns.

Die Form der Dauerorgane selbst ist die möglichst einfache. Während nun dieselben bei Olpidiopsis und Woronina nur Umwandlungsproducte der jugendlichen Zustände gewöhnlicher Sporenbehälter sind, tritt uns erst bei Rozella ein höher gehender Unterschied entgegen zwischen den Dauersporen und den gewöhnlichen

1) Conf. Strasburger: Zellbildung und Zelltheilung.

Sporangien. So müssen wir eigentlich die Dauerzustände der Olpidiopsis als Dauersporangien oder Stachelsporangien bezeichnen. Die Dauerzustände der Woronina wurden oben von uns Cystosori genannt und bestehen wiederum aus Sporangiocysten. Bei Rozella endlich entspricht die zu einer Stachelkugel sich umbildende Protoplasmamasse in den meisten Fällen einem Sporangium aus einem Woroninasorus und wir müssen auch hier von Dauersporangien, Stachelsporangien reden. Ein wichtiger Unterschied besteht aber zwischen den Stachelsporangien der Olpidiopsis und denjenigen der Rozella. Bei ersterer geht aus je einer eingedrungenen Schwärmspore nur ein Stachelsporangium hervor. Bei Rozella dagegen kann aus einer einzigen eingedrungenen Spore eine Mehrzahl von Stachelkugeln entstehen. Bei Olpidiopsis sind somit Stachelkugeln und glatte Sporangien gleichwerthig, ebenso wie bei Woronina die gewöhnlichen Sori und die Cystosori; bei beiden Gattungen entsprechen die genannten Gebilde je einer Spore. Bei Rozella ist die Stachelkugel gleichwerthig einem Reihensporangium, welches aber nicht einem Olpidiopsissporangium, sondern einem Sorussporangium der Woronina entspricht.

Wir werden durch die Betrachtung der Dauerzustände schon zu der Ansicht geführt, dass die Gattung Rozella die höchst entwickelte ist. Wir wollen nunmehr darthun, dass auch die Entwicklungsgeschichte der gewöhnlichen Sporenbehälter gegen die Cornu'sche Anordnung spricht, welche wir nur aus Rücksicht auf möglichste Kürze unserer Darstellung zu Grunde legten. Nachdem wir nun mit dem Entwicklungsgange der drei Gattungen bekannt geworden sind, wird es nicht schwer fallen, dieselben in genetischer Beziehung an einander zu reihen.

In der Entwicklungsweise der eingedrungenen Spore tritt uns von Anfang an ein scharfer Gegensatz entgegen zwischen Olpidiopsis einerseits, Woronina und Rozella andererseits. Bei Olpidiopsis bleibt die Spore dort im Saprolegniafaden liegen, wo sie in denselben eintrat und nur selten folgt sie passiv dem Scheitelstrom des Fadens. Bei Woronina und Rozella dagegen sahen wir, dass der Ort des Eindringens auf die spätere Ansiedelungsstelle des Parasiten keinen Einfluss hat. Während sich nämlich bei Olpidiopsis mit dem Orte des Eindringens auch die Lage des reifen Sporangiums

änderte, gelangt bei Woronina und Rozella die eingedrungene Spore stets in der fortwachsenden Spitze des befallenen Schlauches zur Entwicklung. Auf welche Weise die Spore in den Scheitel des Fadens gelangt, weiss ich nicht, da die Beobachtung hierüber keine Aufschlüsse geben kann. Wir haben bereits früher berichtet, dass bald nach dem Eindringen das parasitische Protoplasma im Faden nicht mehr aufzufinden ist und sich aller ferneren Beobachtung entzieht. Schon bei Rozella und Woronina beschäftigte uns die Frage, wie und auf welche Weise die basipetale Entwicklung der beiden letztgenannten Parasiten zu Stande kommt. Jedenfalls liegt in der basipetalen Anlage der Sporangien resp. Sori ein wichtiger Unterschied zwischen Olpidiopsis einerseits und Rozella und Woronina andererseits.

Ein weiterer Unterschied zwischen Olpidiopsis und den beiden anderen Gattungen führt uns ebenfalls auf das Verhalten der eingedrungenen Spore zurück. Bei Olpidiopsis bleibt während der ganzen Entwicklung die eingedrungene Spore als Individuum bestehen, sie vergrössert sich und zieht gleichsam als Mittelpunkt das Saprolegniaprotoplasma an sich. Eine Abgrenzung des jugendlichen Olpidiopsissporangiums durch von der Saprolegnia ausgehende Scheidewandbildung unterbleibt. Das Sporangium liegt frei in dem angeschwollenen Fadenstücke.

Ganz anders verhalten sich die Sporen der Woronina und Rozella. Wir sehen, dass das Ende des befallenen Schlauches anschwillt und sich dicht mit dunklem Protoplasma erfüllt, ganz so, als ob ein gewöhnliches Saprolegniasporangium entstehen sollte. Woher dieser Zustrom von Protoplasma? Wird derselbe durch die eingedrungene Spore veranlasst oder liegt wirklich ursprünglich ein normaler Lebensprocess der Saprolegnia vor? Wie verhalten sich die eingedrungenen Sporen?

Diese Fragen durch Beobachtung zu beantworten, liegt ausser dem Bereiche selbst der subtilsten Untersuchung, hier müssen wir zu Hypothesen greifen, wobei wir uns allerdings auf die Vorgänge bei Olpidiopsis stützen können.

Vom phylogenetischen Standpunkte aus dürfen wir annehmen, dass der Einstrom von Protoplasma in das schwellende Schlauchende anfangs entschieden auf der durch das Eindringen der Sporen

noch nicht beirrten Eigenschaft der Saprolegnia Zoosporangien resp. Gemmen zu bilden beruhte. Mehrfach wiederholte Beobachtungen haben bestätigt, dass in der That die Saprolegnia dieses Ziel erreichen kann, noch ehe sie der Einwirkung des Parasiten erliegt. So führe ich folgendes Beispiel von Rozella septigena an: am 8. October Abends zwischen 7 und 8 Uhr entleerten sich eine Menge angesetzter Sporen. Nachts 12 Uhr waren alle, also auch die befallenen Schläuche der Cultur zu Sporangien erwachsen, welche im Laufe der Nacht ihre Zoosporen entliessen. Die Rozellasporen wurden in einer Anzahl von Schläuchen in die Sporangien mit eingeschlossen und bei der Entleerung der Schwärmer entfernt. In diesen Schläuchen unterblieb natürlich jede Entwicklung der Rozella. In den meisten Schläuchen aber waren die Rozellasporen in dem hinter dem Sporangium liegenden Fadenstücke verblieben und als dieses anfing, das entleerte Sporangium zu durchwachsen, kam in dem nun entstehenden zweiten Sporangium der Parasit zur Entwicklung.

Ein anderer Fall von Woronina soll uns dazu dienen, die Gemmenbildung der Saprolegnia in ihrem Einflusse auf das Leben des Parasiten zu beobachten.

In einen Schlauch einer kräftigen Saprolegniacultur entleerten sich am 9. August zwischen 11 und 12 Uhr Vormittags 5 Woroninasporen. Um 8 Uhr Abends begann der Zustrom von Protoplasma, wodurch Nachts $^1/_2$1 Uhr die Spitze kugelig angeschwollen war. Am 10. August früh 6 Uhr hatte eine Wand die erste Gemme abgegrenzt und schon deutete eine neue unter derselben anhebende Anschwellung auf die Bildung einer zweiten hin. Mittags 12 Uhr war dieselbe fertig und so ging es fort, bis am 11. August früh 1 Uhr 4 Gemmen hinter einander sich entwickelt hatten. Die Woronina wurde also hier durch einen normalen Lebensact unterdrückt, ebenso wie auch bei Olpidiopsis derartige Fälle beobachtet wurden.

Wir betrachten als erste Veranlassung zu dem scheitelwärts strömenden Protoplasma die Saprolegnia selbst, welche in normaler Weise Sporangien oder Gemmen bilden möchte.

Sollte nun der Parasit dieser Eigenthümlichkeit der Saprolegnia sich nicht in irgend welcher Weise angepasst haben? Bei Olpidiopsis vermissen wir jedwede Andeutung einer derartigen Adaption, wohl aber erkennen wir in der basipetalen Entwicklungsfolge der Woronina-

sori und Rozellasporangien die Wirkung einer solchen Anpassung. Unabhängig von dem Einflusse des Parasiten kann demnach das im Scheitel sich sammelnde Protoplasma nicht geblieben sein. In der That giebt uns ein einfacher Versuch, Woronina und Rozella auf Saprolegniagemmen überzuführen, auch hierüber treffliche Auskunft. Woronina erzeugt in jeder Gemme unbeschadet der Zahl der eingedrungenen Sporen einen Sorus, Scheidewände treten nicht auf. Bei Rozella genügt eine Spore, um das gesammte Protoplasma der Gemme nach einem Ende derselben, und zwar nach dem dem Eintrittsorte der Spore entgegengesetzten, also in gewissem Sinne scheitelwärts strömen zu lassen. Gleichzeitig treten auch hier nach Massgabe des Zustromes Septa auf (Fig. 21, 22 Taf. III). Die Erklärung für dieses verschiedene Verhalten finde ich darin, dass die eingedrungenen Woroninasporen nicht so mächtig auf die Saprolegnia einwirken und dass andererseits die Reaction der letzteren hier geringer ausfällt. Durch Rozella dagegen wird die Saprolegnia auf das energischste angegriffen und unter dem Einflusse dieser Wirkung sowohl die einseitige Ansammlung des Inhaltes, vielleicht ein Versuch der Sporangiumbildung, als auch die Fächerung der Gemme herbeigeführt. Ebenso liegen die Verhältnisse bei der Infection eines gewöhnlichen Saprolegniafadens. Bei Woronina überwiegt anfangs noch das Streben der Saprolegnia, Zoosporangien zu bilden und erst später unterliegt dieselbe dem Parasiten. Bei Rozella dagegen beginnt gleich nach dem Eindringen der Schwärmer die lebhafteste Wirkung sich geltend zu machen und so sehen wir in der Septirung des Fadens hier eine ausgesprochene Wirkung des Parasiten, dessen Einfluss die Neigung der Saprolegnia zu seinen eigenen Gunsten verstärkt.

Ein wichtiger Unterschied besteht ferner zwischen Woronina und Rozella in dem Verhalten der eingedrungenen Spore. Wir wissen, dass bei Woronina aus je einer Spore ein Sorus hervorgeht und müssen demzufolge annehmen, dass die Spore als solche, verdeckt durch den Inhalt des Saprolegniafadens, in dessen Spitze gelangt und hier erst ihre Thätigkeit beginnt, nachdem von der Saprolegnia die Wand des Sorusfaches gebildet worden ist. Dieselbe gipfelt aber nicht, wie bei Olpidiopsis, in einer Vergrösserung des Sporenindividuums, vielmehr haben wir uns die Wirkung des ein-

gedrungenen Schwärmers derartig vorzustellen, dass sein Protoplasma sich in dem Inhalte des Sorusfaches vertheilt und mit dem Protoplasma der Saprolegnia vermischt. Das letztere wird nun infolge der innigen Vermengung mit parasitischem Material zu Woroninaprotoplasma umgewandelt, so dass die einzelnen Sorusfächer vor der Sporendifferenzirung nur noch parasitisches Protoplasma führen.

Anders bei Rozella. Hier müssen wir annehmen, dass der Schwärmer sehr bald nach seinem Uebertritt in den Saprolegniafaden sich mit dem Inhalte des letzteren vermischt und seine umwandelnde Thätigkeit beginnt. Wir haben sonach in dem Verhalten der eingedrungenen Sporen scharfe Gegensätze aufgefunden zwischen Olpidiopsis einerseits und Rozella und Woronina andererseits. Die letztere wiederum vermittelt die Verwandtschaft von Olpidiopsis mit Rozella, welche sonach die am weitesten abweichende ist. Wir können die drei Formen so charakterisiren:

1. Olpidiopsis. Die einzelne Spore wächst als Individuum direct zum Sporangium heran.
2. Woronina. Die einzelne Spore wird als Individuum in ein Sorusfach eingeschlossen. Hier giebt sie ihre Selbstständigkeit auf und gestaltet den gesammten Inhalt des Faches zum Sorusplasmodium um. Aus einer Spore geht ein Sorus hervor.
3. Rozella. Die einzelne Spore verliert gleich nach dem Eindringen ihre Individualität und vermengt ihr Protoplasma mit demjenigen der Saprolegnia. In jedes Fach des Fadens wird also nicht ein einer ganzen Spore entstammendes Plasmodium eingeschlossen, sondern nur ein Theil eines solchen. Das aus einer Spore hervorgegangene Plasmodium erfüllt den ganzen Faden. Aus einer Spore geht ein Reihensorus von hintereinanderliegenden Sporangien hervor.

Wir verwerfen nunmehr die Cornu'sche Anordnung, welche auf einer ungenauen oder mangelnden Kenntniss der Entwicklungsgeschichte beruht. Die einfachste Form haben wir in Olpidiopsis vor uns, welcher die beiden anderen gegenüberstehen. Wir gruppiren die drei Gattungen folgendermassen:

A. Nach den Sporangien:

I. Aus je einer Spore entsteht je ein Sporangium: Olpidiopsis.
II. Aus je einer Spore entsteht je ein Sporangiensorus.
  a) Die einzelnen Sori durch Wände in „Sorusfächer" eingeschlossen: Woronina.
  b) Jedes einzelne Sporangium eines Sorus in ein Fach, „Sporangiumfach", eingeschlossen: Rozella.

B. Nach den Dauerzuständen:

I. Der Dauerzustand ist ein Umwandlungsproduct des gewöhnlichen, vegetativen Sporenbehälters und entspricht
  a) Einem Sporangium: Olpidiopsis.
  b) Einem Sorus: Woronina.
II. Der Dauerzustand geht nicht aus gewöhnlichen Sporangien hervor, entspricht aber je einem Sorussporangium: Rozella.

Nach alledem nimmt also Rozella in unserem System als höchst entwickelte Gattung die oberste Stelle ein und wird durch Woronina mit dem Ausgangspunkte der Entwicklungsreihe, mit Olpidipsis genetisch verknüpft. Zwischen Olpidiopsis und Woronina werden voraussichtlich die von mir als „Sporangiumgruppe" ausgeschiedenen Cornu'schen Arten von Rozella die Einschiebung einer neuen Gattung veranlassen.

Eine wichtige Frage bleibt uns noch zu lösen übrig, nämlich die, in welche einzelnen Abschnitte der Entwicklungscyclus der drei Gattungen zerfällt. Wir gehen von Olpidiopsis aus und nehmen die früher von mir vorgeschlagene Betrachtungsweise wieder auf. Der Vegetationskörper der Olpidiopsis ist ein Plasmodium, welches durch Wachsthum einer nackten Spore, Sporenamoebe, entsteht. Das Plasmodium beendet durch Ausscheidung einer Cellulosemembran seinen vegetativen Lebensabschnitt und tritt in das Stadium des Reproductionsorganes, des Sporangiums, ein. Die von demselben producirten Sporen erzeugen Sporenamoeben, welche von neuem Plasmodien (meine früheren „grossen Sporenamoeben") erzeugen. Bei Woronina bietet uns die eingedrungene Spore ebenfalls das Stadium der Sporenamoebe dar. Dieselbe wächst aber nicht als Indivi-

duum zum Plasmodium, „Sorusplasmodium“ heran, sondern erzeugt dasselbe auf andere hier gleichgültige Weise. Aus dem „Sorusplasmodium“ der Woronina geht durch Theilung eine Anzahl kleiner Plasmodien, „Sporangioplasmodien“ hervor, welche durch Membranbildung in den zweiten Abschnitt des Entwicklungscyclus, in den reproductiven eintreten. Bei Rozella haben wir ebenfalls anfangs eine Sporenamoebe vor uns, welche ein grosses Sorusplasmodium erzeugt. Dasselbe zerfällt durch die Wandbildung des sie bergenden Saprolegniafadens in einzelne in je ein Fach eingeschlossene Theilplasmodien, die Sporangioplasmodien. Auch hier treten dieselben durch die Abscheidung einer Membran in den reproductiven Abschnitt der Entwicklung ein. Ebenso bei den Dauerzuständen der 3 Gattungen.

Wir können also in der Lebensgeschichte unserer Chytridien zwei Abschnitte unterscheiden:

1. den vegetativen,
2. den reproductiven.

Der vegetative Abschnitt führt uns eine nackte, spontane Umrissänderungen[1]) ausführende Protoplasmamasse vor, ein Plasmodium.

Der reproductive geht direct aus dem vegetativen hervor, indem die Plasmodien durch Membranbildung in sporenerzeugende Organe sich umwandeln. Durch die in ihnen gebildeten Schwärmsporen wird von neuem der vegetative Zustand erzeugt und so wechselt ortwährend und regelmässig der vegetative Lebensabschnitt mit dem reproductiven ab.

Eine rein vegetative Vermehrung durch Theilung der Plasmodien findet nicht statt, ebenso wie auf der anderen Seite der reproductive Abschnitt durch keinen Geschlechtsact vermittelt wird.

Wir gruppiren also:

Nach der Entstehung der Plasmodien.

I. Plasmodium aus dem Wachsthum einer Sporenamoebe hervorgegangen: Olpidiopsis.

1) Am deutlichsten bei Olpidiopsis, bei Woronina und Rozella sind die Umrissänderungen oft kaum bemerkbar.

II. Plasmodium geht hervor durch die umwandelnde Thätigkeit einer ihre Individualität verlierenden Sporenamoebe: Woronina, Rozella.

Nach dem Verhalten der Plasmodien.

I. Das Plasmodium wird direct Sporangioplasmodium: Olpidiopsis.

II. Das Plasmodium ist ein Sorusplasmodium.

a) Je ein Sorusplasmodium zerfällt in eine Anzahl in ein „Sorusfach" eingeschlossener Sporangioplasmodien: Woronina.

b) Das Sorusplasmodium erzeugt eine Anzahl je in ein „Sporangiumfach" eingeschlossener Sporangioplasmodien: Rozella.

Wir lassen nun die Diagnose der Gattungen und ihrer Arten folgen.

I. Gattung. Olpidiopsis Cornu.

(Syn. Chytridium A. Br., Untergattung: Olpidium A. Br.)

Vegetationskörper: im Innern von angeschwollenen Saprolegnieenschläuchen lebendes länglich rundes oder elliptisches Plasmodium. Reproductionsorgan: Länglich runde oder elliptische glattwandige Sporangien, welche durch einen die Saprolegniawand durchbohrenden Entleerungshals ihre Zoosporen entleeren. Zoosporen ellptisch zweicilig, durchschnittlich 0,004 Längs-, 0,002 Querachse. Dauerorgane: den glatten Sporangien äquivalente, ohne Geschlechtsact entstehende Stachelsporangien (Stachelkugeln) von der Form der ersteren. Keimung wie bei diesen durch Zoosporenbildung. Generationswechsel zwischen beiden Formen besteht nicht.

Aus je einer Spore entsteht ein Sporangium oder ein Stachelsporangium.

1. Sporangien und Dauersporen, ebenso Plasmodien rundlich, schwach elliptisch, Verhältniss der beiden Durchmesser: 1 : 1,2. Nur auf Arten der Gattung Saprolegnia (S. monoïca, S. Thureti, S. asterophora). Olpidiopsis Saprolegniae Cornu (Syn. Chytridium Saprolegniae A. Br.).

2. Sporangien, Stachelsporangien und Plasmodien länglich elliptisch oder walzenförmig. Verhältniss der Durchmesser

1 : 3,8. Nur auf Arten der Gattung Achlya (Achlya polyandra, racemosa [?]). Olpidiopsis fusiformis Cornu.

3. Auf Aphanomyces; Näheres nicht bekannt: Olpidiopsis Aphanomycis Cornu.

Anhang: Olpidiopsis incrassata Cornu
Olpidiopsis Index Cornu } ?

II. Als neue Gattung später einzuschalten:
Rozella Cornu Gruppe A. Sporangiumgruppe.

Vegetationskörper: Plasmodium? Reproductionsorgane: einzelne Sporangien, deren Wand derjenigen des Wirthes dicht anliegt. Zoosporenbildung. Structur der Sporen unbekannt. Dauerzustände: Stachelkugeln unbekannter Entstehung und unbekannter Keimung.

1. Auf Monoblepharis polymorpha: Rozella Monoblepharidis Cornu.
2. In den Sporangien von Rhipidium spinosum: Rozella Rhipidii spinosi Cornu.
3. In den Sporangien von Apodya brachynema: Rozella Apodyae brachynematis Cornu.

III. Gattung. Woronina Cornu.

Vegetationskörper: ein Plasmodium unbestimmter Gestalt, welches je ein Fach eines septirten Saprolegniafadens ausfüllt. Reproductionsorgan: das Plasmodium zerfällt simultan in Sporangioplasmodien und diese werden zu zoosporenbildenden Sporangien, aus einem vegetativen Plasmodium geht ein Sorus von Sporangien hervor. Schwärmer wie bei Olpidiopsis. Dauerzustände: ebenfalls aus dem Plasmodium hervorgehende Cystosori, d. s. Haufen von Sporangiocysten. Keimung durch Zoosporenbildung in den Sporangiocysten.

Aus je einer Schwärmspore entsteht ein Sporangien- oder ein Cystosorus. Entwicklung in demselben Faden basipetal.

Länge des Sorusfaches im Mittel: 0,104 mm; Breite, vom Scheitel zur Basis sporangienweise abnehmend, im Mittel 0,03 mm. Gestalt der einzelnen Sporangien kugelig mit Durchschnittsdurchmesser von 0,014 mm. Schwärmer 0,004 mm lang, 0,002 mm breit. Dauerzustände in den Grössen- und Gestalsverhältnissen sehr

variabel und den verschiedenen Formen der Sorusfächer entsprechend. Durchmesser der einzelnen Cysten 0,004—0,005 mm.

Nur auf Arten der Gattung Saprolegnia (S. monoïca, Thureti). W. polycystis Cornu.

Bisher einzige Species.

IV. Gattung. Rozella Cornu.
(Gruppe B. Septigenagruppe.)

Vegetationskörper: ein den Saprolegniaschlauch ausfüllendes Plasmodium, welches durch Septirung des Fadens in Theilplasmodien zerfällt. Reproductionsorgan: Jedes Theilplasmodium wandelt sich in ein Reihensporangium um, welches Zoosporen von Olpidiopsisstructur entlässt. Dauerzustände: Stachelkugeln, welche ebenfalls aus Theilplasmodien entstehen. Keimung unbekannt.

Aus je einer Schwärmspore geht ein Reihensorus von Sporangien oder mehrere Dauersporen und Sporangien hervor.

1. Nur auf Saprolegniaarten (S. monoïca, Thureti). Rozella septigena Cornu.
2. Nur auf Achlyaarten (A. polyandra, racemosa?). Rozella simulans n. spec.

In diesem Abschnitte haben wir uns bemüht, nachzuweisen, dass die drei Gattungen Olpidiopsis, Woronina und Rozella einer phylogenetischen Entwicklungsreihe angehören, deren Ausgangspunkt die Gattung Olpidiopsis ist, deren Ende gegenwärtig Rozella einnimmt. Jetzt liegt uns die Entscheidung der Frage ob, wohin wir diese Reihe im Pilzsystem stellen wollen und welcher Pilzfamilie unsere Gruppe angehört. Im Verlaufe der Untersuchung haben wir hier und da für die drei Formen den gemeinschaftlichen Namen Chytridien gebraucht, ohne vorläufig über die Berechtigung desselben Rechenschaft abzulegen. Wir wollen nun zu ermitteln versuchen, ob unsere Pilzgruppe in der Familie der Chytridiaceen eingereiht werden muss.

Da es uns nur darauf ankommt, in der Familie der Chytridiaceen unseren Pilzen verwandte Formen aufzufinden und die Stärke ihrer

Verwandschaft zu prüfen, können wir uns mit den beiden Gattungen Chytridium A. Br. und Synchytrium de B. und Wor. begnügen. Die anderen recht zahlreichen Formen, welche gegenwärtig unter die Chytridien gerechnet werden, unterscheiden sich von unserer Gruppe durch ein mehr oder minder ausgebildetes Mycel und den Besitz der Sexualität.

Unsere Gruppe dagegen war besonders charakterisirt durch den gänzlichen Mangel eines Mycel und der geschlechtlichen Differenzirung. Hierdurch steht sie zu der Gattung Synchytrium in der nächsten Verwandtschaft und wir werden sehen, dass hier die engsten Anknüpfungspunkte vorhanden sind.

Was zunächst die Gattung Chytridium betrifft, so umfasst dieselbe nur die von A. Braun[1]) entdeckten Schmarotzer der Süsswasseralgen. Durch spätere Forscher ist zwar die Formenkenntniss derselben erweitert worden, aber ihre Entwicklungsgeschichte bedarf noch einer gründlichen Bearbeitung. Einer Notiz de Bary's[2]) zufolge besitzen diese Chytridien ein Mycel und ebenfalls Oosporenfortpflanzung, so dass de Bary diese Pilze als kleine Saprolegnieen, resp. Peronosporeen bezeichnen möchte. Es bleibt uns somit nur die Gattung Synchytrium übrig und diese gehört in der That mit unseren drei Gattungen einer gemeinschaftlichen Entwicklungsreihe an.

Die meiste Aehnlichkeit zu Synchytrium bietet Woronina dar und so dürfte besonders auch der Zusammenhang der einzelnen Spore mit dem Sorus die nahe Verwandtschaft bestätigen. Bei Synchytrium Taraxaci geht aus je einer Spore ein Sorus hervor[3]), während die Dauerspore bei der Keimung direct zum Sporangium wird. Synchytr. Mercurialis bildet überhaupt nach den bisherigen Untersuchungen[4]) keine Sorusgeneration, sondern nur Dauersporen. Dieselben keimen aber in der Weise, dass das austretende Protoplasma in eine Anzahl Sorussporangien zerfällt, welche dann Zoosporen produciren. Also auch hier tritt die Sorusbildung allerdings zu anderer Zeit auf. Dieselbe Art der Entwicklung fand Schröter

1) l. c.
2) Beiträge IV. p. 124.
3) De Bary und Woronin: Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen.
4) Woronin: Bot. Zeit. 1868; Schröter: Cohns Beiträge z. Biologie I.

bei seinem Synchytr. globosum [1]) Auch bei Woronina haben wir gesehen, dass der Dauerzustand ein ruhender Sorus ist, welcher bei der Keimung in seinen einzelnen Sporangien Zoosporen bildet.

Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Synchytrium und Woronina besteht in der Structur der Schwärmer, welche bei ersteren eincilig sind und die bekannten für Chytridrium charakteristischen Bewegungen ausführen [2]). Die verschiedenen Nährpflanzen und endlich auch die Färbung des Protoplasma bei den meisten Synchytrieen haben nur den Werth biologischer Unterschiede, aus denen systematische Merkmale mit Vortheil genommen werden. Vom morphologischen Standpunkte aus gehört Woronina und Synchytrium zu derselben Gattung. Wir halten jedoch die Gattung Woronina aufrecht einmal wegen der abweichenden Structur der Schwärmer und zweitens wegen der charakterischen Bildung der Cystosori.

Wenn wir an der oben aufgestellten genetischen Reihe: Olpidiopsis—Woronina—Rozella festhalten, so müssen wir Synchytrium von Woronina abzweigen. Besonders spricht für die Abstammung des ersteren von der Woronina die weitere Ausbildung der Dauersporen. Bei Woronina sind die Dauerzustände auf einem Entwicklungsstadium stehen geblieben, welches der Reife der gewöhnlichen Sori ziemlich nahe steht. Anders bei Synchytrium, hier findet die Bildung der Dauersporen auf einem sehr jugendlichen Zustande statt und bei der Keimung werden dann die weiteren Stadien schnell durchlaufen, welche bei Woronina der Bildung des Cystosorus vorausgehen.

Sehen wir uns jetzt unter den übrigen Chytridieen nach einem Anknüpfungspunkte für unsere Gruppe um, so müssen wir bekennen, dass ein ungezwungener Uebergang sich nirgends auffinden lässt.

Wir werden also dazu geführt, die vier Gattungen: Olpidiopsis, Woronina, Synchytrium und Rozella aus der Familie der Chytridiaceen auszuscheiden, indem wir den Besitz eines Mycels und der Sexualität als gemeinschaftliches Merkmal der letzteren auffassen. Unsere vier Gattungen würden demnach einer neuen kleinen Pilzfamilie an-

1) l. c. p. 14

2) Conf. De Bary, Schröter Woronin l. c.

gehören, für welche neben dem Mangel des Mycels und der Sexualität die Sorusbildung charakteristisch ist. Näheres über die angeregten Fragen, besonders über die Stellung der kleinen Gruppe im Pilzsystem und ihren eventuellen Anschluss an Algen gedenke ich später mitzutheilen.

Leipzig, im November 1881.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1a. Junges Stachelsporangium von Olpidiopsis fusiformis vor dem Au treten der Stacheln. 19. Sept. Nachmittag. 350/1.

Fig. 1b. Dasselbe Sporangium nach der Stachelbildung. 20. Sept. 9 Uhr Vormittag. 350/1.

Fig. 2—5. Olpidiopsis Saprolegniae.

Fig. 2a—f. Entwicklung der stachellosen Sporangien. 350/1.
- Fig. a. 18. Sept. ¼7 Uhr Abends.
- Fig. b. 19. Sept. 8 Uhr Morgens.
- Fig. c. - - 11 Uhr Morgens.
- Fig. d. - - ¼6 Uhr Nachmittags.
- Fig. e. - - 7 Uhr 55 Min. Abends.
- Fig. f. - - 8 Uhr 5 Min. Abends.

Fig. 3a u b. Uebergang der glatten Sporangienanlagen in Stachelkugeln. 350/1.

Fig. 4. Schwärmsporen. 675/1

Fig. 5. Entleerung der Stachelkugel. 320/1.

Fig. 6—8. Woronina polycystis.

Fig. 6a—e. Eindringen der Sporen. 675/1.
- Fig. a. 11 Uhr 30 Min. Vormittags.
- Fig. b. 11 - 35 - -
- Fig. c. 11 - 45 - -
- Fig. d. 11 - 50 - -
- Fig. e. 11 - 55 - -

Fig. 7a—f. Entwicklungsgeschichte des Sorus. 350/1.
- Fig. a. Spore vor dem Eindringen. 26. August 4½ Uhr Nachmittags.
- Fig. b. Zustrom von Protoplasma. 27. August 1 Uhr Nachts.

Fig. c. Wandbildung. 27. August 11 Uhr früh.
Fig. d. Grieselung und Verfärbung. 28. August ½8 Uhr früh
Fig. e. Sporangiendifferenzirung. 28. August ½12 Uhr Mittags.
Fig. f. Membranbildung, Reife. 28. August ¼1 Uhr Nachmittags.

Fig. 8a—d. Sporangienentleerung. 675 1.
Fig. a. 10 Uhr 45 Min. Vormittags.
Fig. b. 11 - 15 - -
Fig. c. 11 - 25 - -
Fig. d. 11 - 28 - -

Tafel II.

Fig. 9—18. Woronina polycystis.

Fig. 9a, b. Saprolegniagemmen von Woronina inficirt. 100 1.
Fig. a. 11. September ½11 Uhr Abends. Eindringen der Sporen.
Fig. b. 11. September 9 Uhr Vormittags, reifer Sorus im oberen, entleerter Sorus im unteren Fach. Nur das obere Fach ist die Pseudomorphose der Gemme, das untere Fach entstand durch nachträglichen Zustrom von Protoplasma.

Fig. 10a—d. Saprolegniasporangium von Woronina befallen. 350 1.
Fig. a. 14. September 8 Uhr Abends.
Fig. b. 14. September ¼10 Uhr Abends.
Fig. c. 18. September ½9 Uhr Vormittags.
Fig. d. 19. September ½9 Uhr Vormittags entleert.

Hier brauchte die Woronina beinahe 5 Tage zu ihrer Entwicklung, da absichtlich das Wasser des Hängetropfens nicht erneuert wurde.

Fig. 11a, b. Oogonium von Saprolegnia monoica durch Woronina inficirt. 350 1.
Fig. a. 21. September ½9 Uhr früh Eindringen der Sporen.
Fig. b. 22. September 9 Uhr früh, Reife.

Hier macht sich eine bedeutende Beschleunigung der Entwicklung bemerkbar, sehr natürlich, da die eingedrungene Spore sofort ihre Thätigkeit beginnen kann und nicht erst in die wachsende Spitze wandern muss.

Fig. 12a—d Infection durch eine grosse Zahl (circa 40, es sind nicht alle gezeichnet) von Sporen und beschränkte Entwicklung von nur 2 Sori, aus Mangel an Material. Bei c hinter der Wand die Sporenamoeben der Woronina. 350 1.
Fig. a. 9. August 10 Uhr Vormittags.
Fig. b. 9. August 3 Uhr Nachmittags.
Fig. c. 10. August 5 Uhr 45 Min. Nachmittags.
Fig. d. 11. August 7 Uhr Vormittags.

Fig. 13a—d. Amoeboide Bewegungen einer Sporenamoebe aus dem in Fig. 12 abgebildeten Schlauche. 675 1.
Fig. a. 6 Uhr 30 Min. Nachmittags.
Fig. b. 6 Uhr 32 Min. Nachmittags.
Fig. c. 6 Uhr 34 Min. Nachmittags.
Fig. d 6 Uhr 36 Min. Nachmittags.

Fig. 14. Sporen aus den gewöhnlichen Sorussporangien. 675/1.
Fig. 15. Dauerzustände verschiedener Form. 150/1.
Fig. 16. Die einzelneu Sporangiocysten eines Cystosorus. 675/1.
Fig. 17. Entwicklungstadium eines Cystosorus bald nach der Cystenbildung. 350/1.
Fig. 18. Keimung eines Cystosorus durch Verwandlung der einzelnen Cysten in sporenbildende Sporangien. 350/1.

Fig. 19. Rozella septigena.

Fig. 19a—f. Entleerung der Reihensporangien. 675/1.
Fig. a. 1/4 3 Uhr Nachmittags.
Fig. b. 3/4 9 Uhr Abends.
Fig. c. 3/4 9 Uhr Abends.
Fig. d. 9 Uhr Abends.
Fig. e. 9 1/4 Uhr Abends.
Fig. f. 9 1/4 Uhr Abends.
Fig. g. 9 Uhr 35 Min. Abends.

Tafel III.

Fig. 20—28. Rozella septigena.

Fig. 20a—h. Entwicklung der Reihensporangien. 350 1.
Fig. a. 29. September 12 Uhr Mittags } beginnender Zustrom von
Fig. b. 29. September 1/4 3 Uhr Nachm. } Protoplasma.
Fig. c 29. September 1/4 4 Uhr Nachmittags erste Wand.
Fig. d 29. September 1/4 12 Uhr Nachts zweite Wand.
Fig. e. 30. September 1/4 9 Uhr früh die weiteren Wände fertig.
Fig. f. 1. October 5 Uhr früh Verfärbung und centripetale Umwandlung.
Fig. g. 1. October 8 Uhr Abends vacuoliger Zustand.
Fig. h. 2. October 8 Uhr früh verschiedene Reifezustände der Reihensporangien, das zweite von unten entleert, das darüberliegende in Entleerung begriffen.
Fig. 21a u. b. Gemmen durch Rozella (nur eine Spore!) inficirt. 150/1.
Fig. a. 11. October 3/4 7 Uhr Abends.
Fig. b. 13. October 1/2 9 Uhr früh.
Fig. 22a u. b. Dasselbe, zwei Sporen inficirt. 150/1.
Fig. a. 11. October 3/4 7 Uhr Abends.
Fig. b. 13. October 1/2 9 Uhr früh.
Fig. 23a. Papillenbildung. 675/1.
Fig. 23b. Septum macerirt, zeigt die Spaltung der Querwand in zwei Theile. 675/1.
Fig. 24. Schwärmsporen. 675/1.
Fig. 25a—c. Dauersporen und Reihensporangien nebeneinander. 350/1.
Fig. a. 3. October 3/4 12 Uhr Mittags.
Fig. b. 5. October 1/2 9 Uhr früh.
Fig. c. 6. October 1/2 6 Uhr Morgens.

Fig. 26a u. b. Gemmen durch zahlreiche Sporen inficirt und Dauersporenerzeugung. 350 l.

Fig. a. 1. October 1/4 6 Uhr früh.

Fig. b. 5. October 1/2 9 Uhr Vormittags.

Fig. 27a—g. Dauersporenentwicklung. 675 l.

Fig. a. 2. October 1/4 10 Uhr Vormittags.

Fig. b. 3. October 8 Uhr Vormittags.

Fig. c. 3. October 3/4 5 Uhr Nachmittags.

Fig. d. 3. October 1/2 9 Uhr Abends.

Fig. e. 4. October 1/4 9 Uhr früh.

Fig. f. 4. October 2 Uhr Nachmittags.

Fig. g. 5. October 1/2 9 Uhr früh.

Fig. 28. Reihensporangien. 350 l.

Hier war die Schlauchspitze über den Hängetropfen hinausgewachsen und abgestorben; die eingedrungene Spore bildete daher ihre Sporangien intercalar aus.

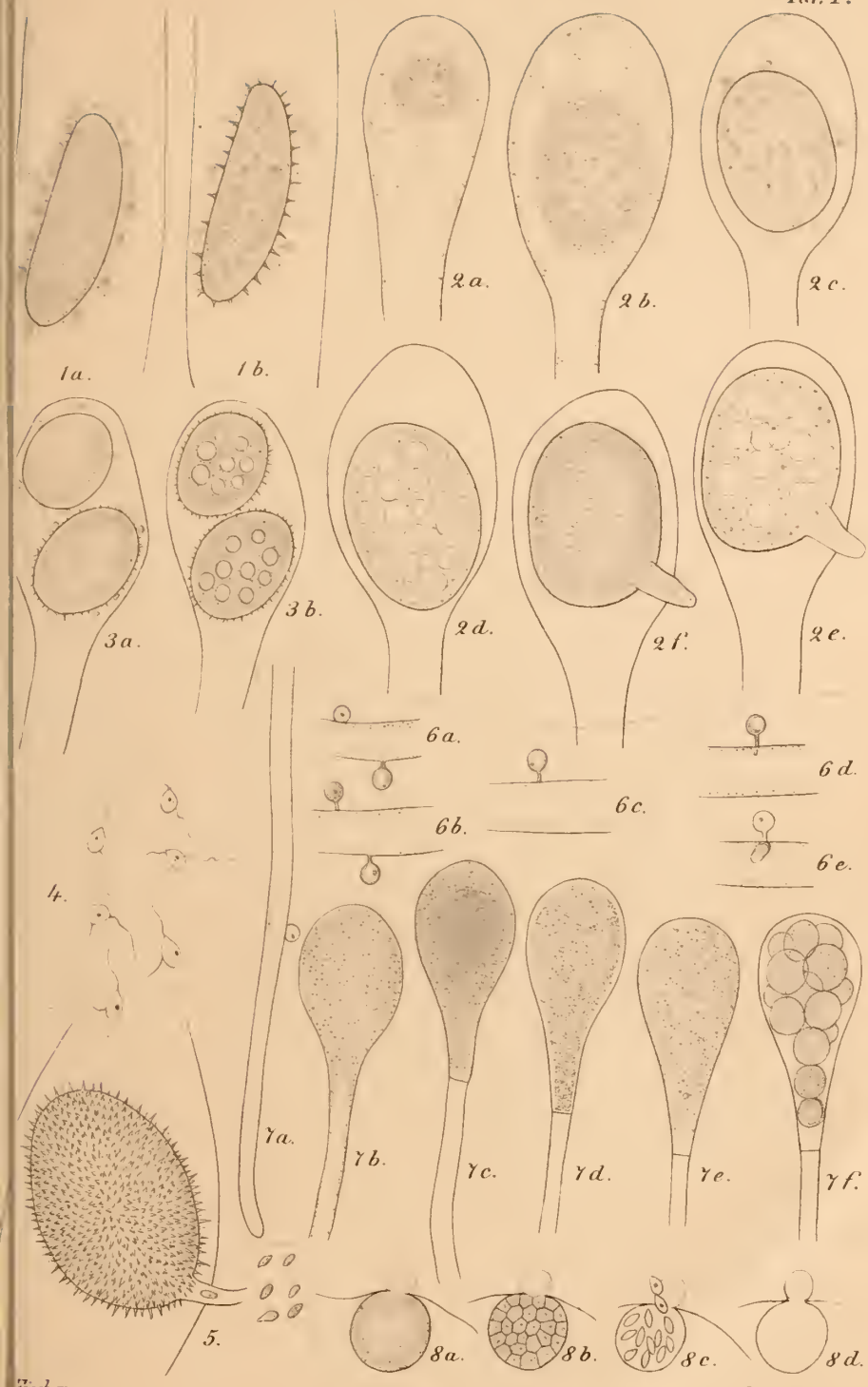
Druck von G. Bernstein in Berlin.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1
Untersuchungsmethode 3
Das Saprolegnieenmaterial 5
Spezieller Theil 9
I. Bau und Bewegung der Schwärmsporen 10
II. Das Eindringen des Parasiten 13
III. Die Gattung Olpidiopsis 23
IV. Die Gattung Rozella 36
V. Die Gattung Woronina 50
VI. Zur Kenntniss des Protoplasmas 64
VII. Zur Systematik der drei Gattungen 70
Figuren-Erklärung 83

Taf. I.

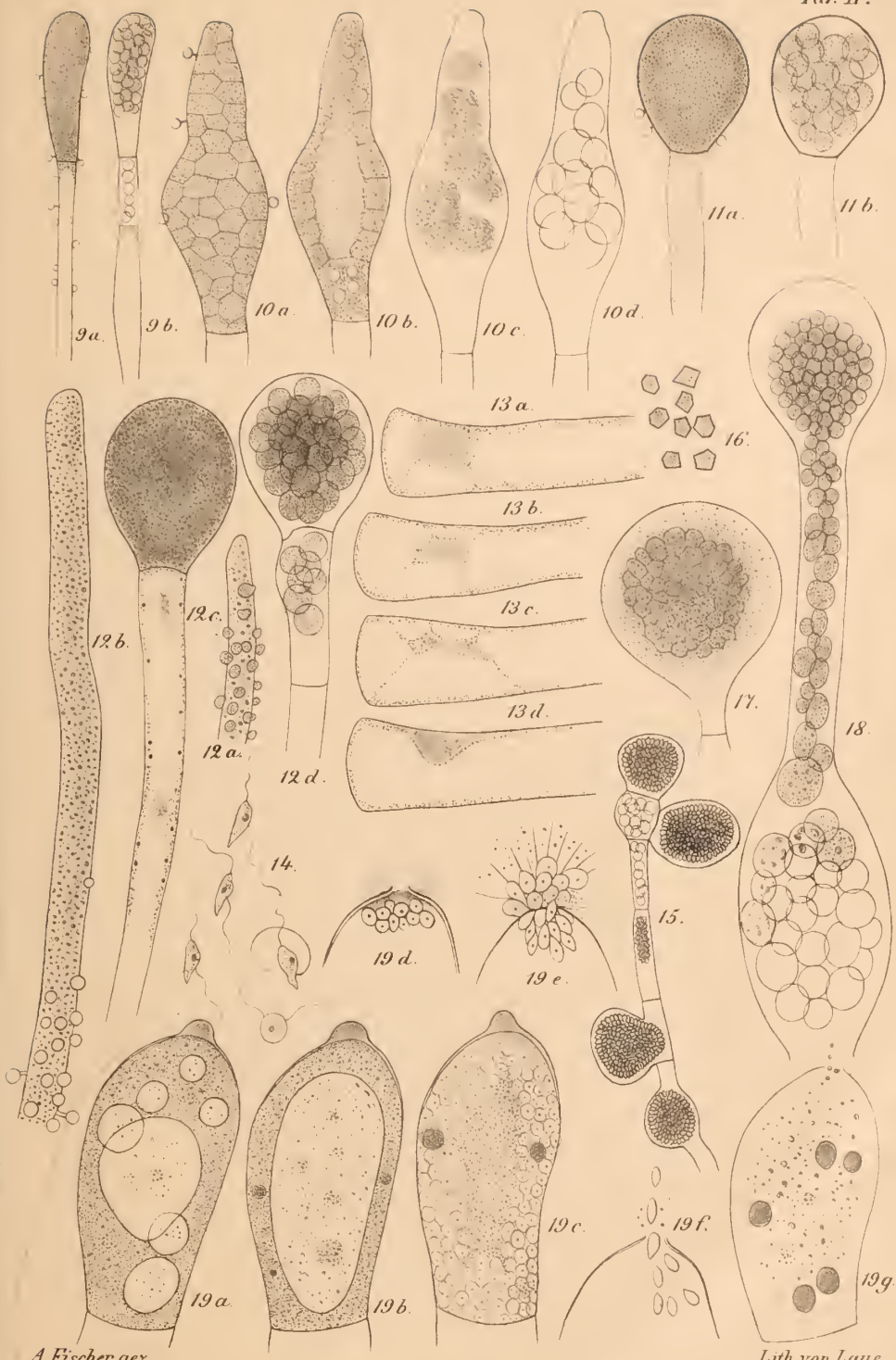


Fischer gez.

Lith. von Lane.

Figs 6-17 - Uromyces polygoni

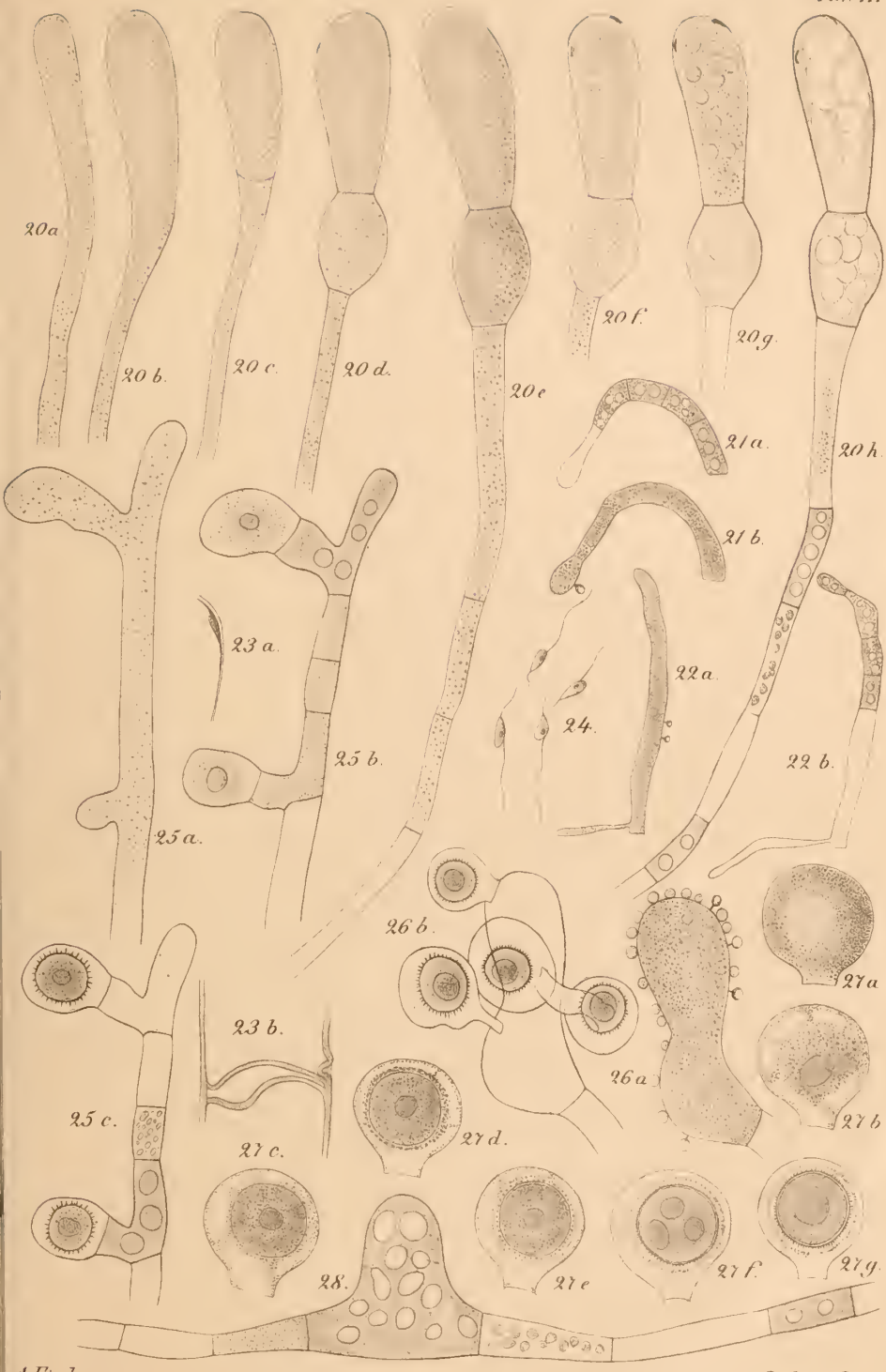
Taf. II.



A. Fischer gex.

Lith. von Laue.

Woronina polycystis



A. Fischer gez.

Lith. von Laue